ODICAL
Bulletin.
LIBRARY
MAR 7 1960
FISH & WILDLIFE SERVICE
3(10)

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin - Boletin

Vol. III, No. 10

(Completing the volume)

(Completando el volumen)

IDENTIFICATION OF THE EGG, EARLY LIFE HISTORY AND SPAWNING AREAS OF THE ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), IN THE GULF OF PANAMA

IDENTIFICACION DEL HUEVO, HISTORIA DE LAS PRIMERAS ETAPAS DE VIDA Y AREAS DE DESOVE DE LA ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), EN EL GOLFO DE PANAMA

by - por

JOHN G. SIMPSON

La Jolla, California

1959

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin - Boletín

Vol. III, No. 10

(Completing the volume)

(Completando el volumen)

IDENTIFICATION OF THE EGG, EARLY LIFE HISTORY AND SPAWNING AREAS OF THE ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), IN THE GULF OF PANAMA

IDENTIFICACION DEL HUEVO, HISTORIA DE LAS PRIMERAS ETAPAS DE VIDA Y AREAS DE DESOVE DE LA ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), EN EL GOLFO DE PANAMA

by - por

JOHN G. SIMPSON

La Jolla, California

1959

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

Page

SUMMARY 441

ACKNOWLEDGEMENTS 442

INTRODUCTION 442

DETERMINATION OF SAMPLING SEASON AND SELECTION OF SAMPLING AREA 443

1. Background data 444
2. The sampling season 444
3. The sampling area 444

MATERIALS AND METHODS 445

1. Materials 445
2. Methods 446

IDENTIFICATION OF THE ANCHOVETA EGG 447

1. Background data 447
2. Problem 447
3. Methods of identification of fish eggs 447
   (a) Artificial fertilization 447
   (b) Examination of ovarian eggs 449
   (c) Relative abundance of egg types and of adult anchovies 450
      (i) Characteristics used in identifying planktonic fish eggs 450
         (1) Characteristics considered in identifying the anchoveta egg 451
         (2) Primary characteristic adopted - dimensions 453
         (3) Comparison of diurnal spawning periods 455
   (d) Season distribution and abundance of the anchoveta egg 456
      (i) Estimation of the number of eggs in each sample 457
      (ii) Estimation of the percentage of anchoveta eggs in each sample 458
4. Identity of egg type B 458
5. Identification 459

EARLY LIFE HISTORY 460

1. Dirunal spawning period 460
2. Embryological development 461
   (a) Development of planktonic anchoveta eggs 461
   (b) Laboratory hatching of anchoveta eggs 464
      (i) Embryonic development 464
      (ii) Larval development 465
3. Larval and juvenile anchoveta 467
   (a) Methods of sampling 467
   (b) Distribution 468
4. Spawning season 469
5. Spawning season and environmental conditions 470

SPAWNING AREAS 471

FIGURES — ILUSTRACIONES 473

TABLES — TABLAS 516

SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL

Página

RESUMEN 539

AGRADECIMIENTO 540

INTRODUCCION 540

DETERMINACION DE LA TEMPORADA Y AREA DE MUESTREO 542

1. Datos existentes 542
2. La temporada de muestreo 543
3. El área de muestreo 543

MATERIALES Y METODOS 544

1. Materiales 544
2. Métodos 544

IDENTIFICACION DEL HUEVO DE LA ANCHOVETA 545

1. Datos existentes 545
2. El problema 546
3. Métodos de indentificación de los huevos de los peces 546
   (a) Fertilización artificial 546
   (b) Examen de huevos ováricos 548
   (c) Abundancia de los distintos tipos de huevos con relación a la abundancia de anchoas adultas 549
      (i) Características usadas para la identificación de los huevos planctónicos en los peces 549
         (1) Características usadas para la identificación del huevo de la anchoveta 551
         (2) Características primarias adoptadas - dimensiones 552
         (3) Comparación de los períodos diarios de desove 555
   (d) Distribución por temporada y abundancia del huevo de la anchoveta 556
      (i) Estimación del número de huevos en cada muestra 557
      (ii) Estimación del porcentaje de huevos de anchoveta en cada muestra 558
4. Identidad del huevo tipo B 559
5. Identificación 560

HISTORIA DE LAS PRIMERAS ETAPAS DE VIDA 560

1. Período diario de desove 560
2. Desarrollo embriológico 561
   (a) Desarrollo de los huevos planctónicos de la anchoveta 562
   (b) Desarrollo del huevo de la anchoveta en el laboratorio 565
      (i). Desarrollo embrionario 566
      (ii) Desarrollo larval 567
3. La anchoveta larval y juvenil 569
   (a) Métodos de muestreo 569
   (b) Distribución 571
4. Epoca de desove 572
5. Epoca de desove y condiciones ambientales 573

AREAS DE DESOVE 575

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA 577

IDENTIFICATION OF THE EGG, EARLY LIFE HISTORY AND SPAWNING AREAS OF THE ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), IN THE GULF OF PANAMA

by

JOHN G. SIMPSON

SUMMARY

The egg of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), was identified in the Gulf of Panama by its size, difference in diurnal period of spawning, seasonal occurrence (October to January) and relative abundance. It is pelagic, translucent and oval with mean dimensions of 1.166 mm. and 0.558 mm. for the long and short axes respectively. The egg membrane is unsculptured, the yolk mass is markedly segmented, and no oil globule or pigmentation is present. It was not found in the plankton from mid-January 1957 until the latter part of the following September; during this period the gonads of the anchoveta were immature. Only one other anchovy egg, spawned during the same diurnal period, is sufficiently similar in dimensions to be confused with that of the anchoveta; however, it is slightly smaller.

The anchoveta spawns daily throughout the spawning season between about 01:30 and 04:30 hours. Embryonic development is completed in approximately twenty hours at temperatures between 25° and 30°C. Planktonic anchoveta eggs were hatched in the laboratory and larval development was observed till ninety-six hours after hatching. The yolk sac was completely absorbed between thirty-six and forty-two hours after hatching, and thereafter, increase in larval length was arrested though anatomical changes occurred. The cleithrum was first to ossify, about forty-eight hours after hatching, and at ninety-six hours it was still the only structure showing signs of ossification. Measurements of several body proportions of these larvae were obtained but cannot be considered as diagnostic because they may apply to the larvae of other anchovy species.

Anchoveta eggs near hatching and yolk-sac larvae were rarely found in the surface waters; this is attributed to hatching occurring well below the surface. The post-larvae and juveniles (up to about 35 mm. in length) are also primarily demersal. Larval and juvenile anchovies were sampled with an otter trawl; they were found farther offshore than the adults.

The principal anchoveta spawning area lies between the Panama Canal entrance and Punta de Brujas, a shoreline distance of about seventy miles,

and is characterized by a muddy bottom (Figure 1). Spawning occurs over a narrow zone in the shallow inshore waters (up to 3 fathoms); subsequently, considerable dispersion of the eggs takes place owing to the tides and currents. Eggs are then found as far as six miles offshore.

The spawning season was from mid-October 1956 to mid-January 1957 and was characterized by an increase in spawning intensity until it reached a peak in mid-December, after which it declined abruptly. At the peak of spawning, anchoveta eggs comprised approximately ninety per cent of all anchovy eggs in the plankton.

Some observations of the environmental conditions and their possible influence on anchoveta spawning are noted.

In addition to the anchoveta egg those of nine other anchovy species were sampled. The diurnal spawning periods of all but one species differed from that of the anchoveta. Some spawning of these other anchovy species occurs throughout the year, but collectively, their most intense spawning is contemporaneous with that of the anchoveta.

ACKNOWLEDGEMENTS

It is a pleasure to acknowledge my indebtedness to Dr. E. H. Ahlstrom of the United States Fish and Wildlife Service, who first introduced me to the study of fish eggs and larvae, for his continued interest and advice throughout the course of this work.

INTRODUCTION

One aspect of the work of the Inter-American Tropical Tuna Commission is to investigate the life history of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), the principal baitfish used to capture tuna in the Eastern Tropical Pacific Ocean. Such studies are required so that, if and when the need for conservation of the stocks becomes necessary, the requisite scientific basis is available to ensure the designing of efficient regulative measures. In none of the major baiting localities are the stocks presently exploited at levels high enough to require regulation (Alverson and Shimada, 1958).

The adult anchoveta is a pelagic inshore fish with a discontinuous distribution between Mexico and Peru. Meristic and morphometric studies have shown the major populations to be independent, though these conclusions are in some cases tentative and await confirmation by the results of tagging (Howard, 1954; Berdegué, 1958).

Twenty species of anchovy, including the anchoveta (Table 1), have been reported from the Gulf of Panama, which apparently is the center of

geographic distribution for the Pacific coast anchovies (Hildebrand, 1943; Peterson, 1956). There is controversy as to whether certain species currently designated as valid are synonymous; for example: *Anchovia macrolepidota* with *Anchovia rastralis*, *Anchoa tropical* with *Anchoa exigua* and, *Anchoa mundeoloides* with *Anchoa sp.* (Peterson, 1956). Species not hitherto recorded from the Gulf will probably be found there; an example is *Anchoa ischana*, which has been reported from the Gulf of Nicoya in Costa Rica, and the Galapagos Islands, but not yet from the Gulf of Panama.

The anchoveta population in the Gulf of Panama supports a sizable tuna bait fishery, and is by far the most abundant anchovy species individually, and probably more so than all the other anchovy species combined.

A study by Howard and Landa (1958) indicates that the anchoveta population in the Gulf is composed, on the average, of over ninety per cent of fish in their first year (this estimate is based mainly upon samples from the tunaboat bait catches and, though their fishing is somewhat selective for the younger fish, it is probably realistic), and that it spawns once annually from about October to January. The same study demonstrates that the fish reach sexual maturity at the end of their first year and that each female probably spawns one batch of eggs.

No previous studies have been made of the early life history of the anchoveta, and this investigation was undertaken to identify the egg, elucidate the early life history and delimit the spawning areas of this species in the Gulf of Panama. Subsequently, these results can provide a partial basis for studies to determine the success of each year's spawning. A knowledge of the annual egg production together with the fecundity and sex ratio may be used to estimate the size of the spawning population.

The terms embryonic, larval and juvenile used in this study are those defined by Hubbs (1943).

The length of the fish as used herein refers to the total length except in Table 1 where it refers to the Standard length (from the tip of the snout to the end of the silvery area on the caudal peduncle).

DETERMINATION OF SAMPLING SEASON AND SELECTION OF SAMPLING AREA

A first approximation to the temporal and spatial distribution of spawning was required before attempting to delimit precisely the spawning season and the spawning areas. The following considerations contributed to the determination of the season, and the selection of the area in which to conduct the investigations between September 1956 and January 1957.

1. Background data

Anchoveta above about 80 mm. in length are close inshore. Their principal distribution encompasses the head of the Gulf between Punta Chame and Punta de Brujas and the Bays of San Miguel and Parita (Figure 1). Tuna baitboat logbook records, local reports and our observations show the anchoveta to be abundant in these regions from about April to September. As the spawning season approaches a decline in apparent abundance occurs. For example, anchoveta schools were abundant and often occupied a shoreline distance of several miles, in the region between Panama Viejo and Isla Chepillo during September and early October 1956, before the commencement of spawning. Subsequently, during November and December, while the anchoveta were spawning, the characteristic signs of anchoveta schools being preyed upon by pelicans were rarely seen, though pelicans were usually present. This might be partly due to the anchoveta adopting a demersal habit during this period.

2. The sampling season

It has been shown by a gonad study, based on samples obtained from several regions of the Gulf between 1951 and 1956, that the anchoveta is sexually mature from about October to January, and that this period shows little annual variation (Howard and Landa, 1958). The ovarian cycle of the anchoveta is fully described by these authors and is characterized by a rapid ripening of the gonads after the incipient stages of their development in July or August.

The sexual maturity of the anchoveta was determined periodically from September 1956 onwards in samples from Bahia Parita, Punta Chame, Bahia Chorrera, Panama Viejo, Isla Chepillo and Punta Mangle. At the beginning of November ripe anchoveta were sampled near Panama Viejo and by mid-November spent fish were found in the same region.

3. The sampling area

The magnitude and certain topographical limitations made it impractical to include the entire Gulf in the investigations of one spawning season, because intensive sampling of a selected area was first required to identify the egg (page 443).

Because spawning may involve migration, it was necessary to select an area where anchoveta were present throughout the year, or at least during the months when they were sexually mature. Anchoveta are reported to be abundant in the Bays of San Miguel and Parita from April to September, but this period does not correspond with the spawning season as inferred

from gonad studies; their relative paucity in these regions after September may be due to a spawning emigration. Anchoveta are present throughout the year in the region between Panama Viejo and Punta Mangle.

Between September and December 1955 preliminary plankton surveys were made to determine the approximate distribution of anchovy eggs throughout the Gulf and samples were obtained from the vicinities of the River Anton, Isla Chepillo, Punta Chame, Punta de la Plata, Tocumen, Vique, Isla Grande, Isla Verde, Isla Melones, Isla Urava and Ensenada de Garachiné. These surveys showed one egg type, similar in dimensions to the ovarian eggs obtained from a running-ripe anchoveta in the Bay of Guaymas, Sonora, Mexico (page 448), to be present in several contiguous localities (Panama Viejo, Tocumen, Isla Chepillo, Punta Mangle and Punta de la Plata), thus indicating it to be spawned over an extensive area and probably originating from an abundant species. (This egg was subsequently identified as that of the anchoveta.)

Plankton samples taken throughout the year at a fixed hydrographic station about ten miles south-east of Taboga Island contained no anchovy eggs or larvae.

These considerations assisted in obviating the possibility of sampling in an area where anchoveta were not present; the area chosen for sampling was that between the Panama Canal entrance and Punta Mangle (Figure 1).

MATERIALS AND METHODS

1. Materials

The materials for this study were primarily obtained during an intensive sampling program conducted in the Gulf of Panama between September 20, 1956 and January 24, 1957. They were supplemented by samples taken in the same region during the periods from September 1955 to August 1956 and from November to December 1957. Some material was also obtained from the Bay of Guaymas, Sonora, Mexico (August 1956). During the 1956-57 anchoveta spawning season 953 plankton samples were taken, most of them in the inshore zone between the Panama Canal entrance and Punta Mangle; it is these samples together with 150 samples taken between February and September 1957, when the gonads of the anchoveta were immature, that mainly constitute the materials for this study. In November and December 1957, surveys were made to determine the incidence of spawning in regions other than the area sampled during the previous season and these samples are also included. Figures 4 to 33 are based on eight hundred and twenty samples taken from those surveys best illustrating points discussed in the text. The remaining surveys were omitted from the

Figures mainly for reasons of economy. Some were omitted, however, because they were sporadic, both temporally and spatially, owing to the exploratory nature of the initial stages of the 1956-57 investigations: all were in agreement with the results shown.

2. Methods

The Commission's research boat, a converted 40 ft. albacore troller, was used during the investigations: a circular half-meter plankton net of mesh size 40xxx silk grit gauze with a 56xxx cod end was used throughout the sampling and was towed at speeds between three and six knots.

Observations of live anchovy eggs in the laboratory showed them to float at or near the surface, therefore it was concluded that the greatest number of anchovy eggs would be sampled by surface tows and that these would give an accurate index of the relative abundance of the eggs. (This latter fact is of prime importance in identifying the anchoveta egg.)

A continuous line of sampling was adopted to determine whether anchoveta spawning was continuous throughout the area selected or exhibited patchiness. Also, these successive samples enabled the embryonic development to be closely followed. Sampling was effected by inshore and offshore surface plankton net tows, each of fifteen minutes duration, as shown in Figures 4 to 33. Some oblique tows, from the bottom to the surface, were made but they were less rich than those taken at the surface. At the end of each tow the boat was stopped, the cod end removed, and the sample preserved in buffered four per cent formalin. Most of the sampling was done in depths between one and six fathoms. Some samples were taken close inshore, using a small boat with an outboard motor (Figures 7, 10, 15, 18 and 19).

Damaged eggs were occasionally taken at all towing speeds and at each stage of development. It was noted that damage was more prone to occur in eggs in which closure of the blastopore was incomplete, because yolk can easily pass out through the unclosed blastopore. A similar observation was made of cod eggs from the North Sea, where damage was attributed to shaking in the net (Rollefsen, 1930). Rollefsen (*op.cit.*) suggested that a major cause of mortality among fish eggs spawned in northern latitudes during winter months may be the agitation of pelagic eggs in the upper layers during storms. Good weather usually prevailed while sampling in the Gulf and it is likely that the damage to the eggs was not, in general, due to natural causes, but to the speed at which the net was towed. The eggs were usually undamaged when the samples were taken at a speed of four knots or less.

IDENTIFICATION OF THE ANCHOVETA EGG

1. Background data

While investigating the early life history of the anchoveta, collections were made of other anchovy species to determine, by examination of the gonads, which of them spawned during the same season as the anchoveta. These collections, made by a castnet and an otter trawl in the region between Punta Chame and Punta Mangle, are not exhaustive, because only ten species from a possible complement of twenty were sampled (Table 1). Maturing specimens of *Anchovia macrolepidota, Anchoa starksi, Anchoa curta, Anchoa naso, Anchoa panamensis, Anchoa sp.* and *Anchoviella balboae* were obtained from these collections. In particular, rich catches of anchovies were taken by an otter trawl in the vicinities of the estuaries of the Rivers Juan Diaz, Tapia, Chico and Pacora during December 1956 and January 1957.

Undoubtedly, certain species were not sampled because they are found in regions other than between Punta Chame and Punta Mangle. For example, Meek and Hildebrand (1923) report *Anchoa arenicola* only in habitats with sandy bottoms at Taboga, Punta Chame, Naos Island and Balboa. Similarly, *Anchoa eigenmannia* is only reported around certain islands in the Gulf.

That a number of anchovy species spawn during the same season as the anchoveta is evidenced, in addition to the contemporaneous gonad maturity of several species, by the occurrence of ten types of anchovy eggs in the plankton during this period.

2. Problem

Theoretically, the problem of identifying the planktonic egg of the anchoveta was to distinguish it from those spawned by nineteen anchovy species reported from the Gulf. Practically, the problem was the identification of one egg type out of ten because, at no time, either during the surveys conducted throughout the anchoveta spawning season or during a series of monthly surveys (page 456) of the region between Panama Viejo and Isla Chepillo, from February to September 1957, was the number of egg types sampled equal to the number of anchovy species reported.

3. Methods of identification of fish eggs

(a) Artificial fertilization

The most direct method of identifying fish eggs is by artificial fertilization; after this has been accomplished the information obtained may be used to identify the planktonic eggs. It has been found difficult, in sev-

eral species of clupeoid fishes, to obtain running-ripe specimens with which to effect artificial fertilization. Clarke (1934) mentions that in eleven years of sampling the commercial catch of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*, only thirty-nine running-ripe females were found. Bolin (1936) had similar difficulty with *Engraulis mordax*. Delsman (1929, 1930) identified a number of anchovy eggs from Indonesian waters on various criteria, but does not mention artificially fertilizing the eggs of any of the species. Hildebrand and Cable (1930) did not catch running-ripe specimens of *Anchoa mitchilli* or *Anchoviella epsetus* during investigations at Beaufort, North Carolina.

No running-ripe anchoveta were obtained in the Gulf of Panama, which was probably due to their being in that condition for only a very short time (see footnote on page 460). Transformation of the ovarian eggs from the opaque to the transparent mature state probably occurs rapidly, just before spawning. However, ovarian eggs obtained from specimens of *Anchoa curta* taken by an otter trawl on January 9, 1957 at 20:30 hours, in the vicinity of the River Tapia, were transparent and resembled planktonic eggs (Table 1). Several species of anchovy spawn at this time of day and these specimens of *A. curta* were undoubtedly sampled just prior to spawning. The final stages of ovarian egg development are thought to consist essentially in the absorption of water by the yolk and the formation of larger, less dense translucent granules. Attempts to ascertain whether ovarian eggs swell upon deposition in sea water were unsuccessful.

The behavior of spawning fish is a problem in itself and it is possible that some special behavior mechanism, which makes them less liable to capture, comes into operation during this period.

On August 15, 1956 an anchoveta, judged to be running-ripe and about to spawn, was taken at 23:00 hours by a castnet in the Bay of Guaymas, Sonora, Mexico. Eggs stripped from this specimen were similar in appearance to planktonic anchovy eggs. Unsuccessful attempts were made to fertilize them with milt extruded from ripe males. The dimensions of these eggs are shown in Figure 2c where it can be seen that the length and breadth are both approximately normally distributed. (This fact will assist in differentiating the various egg types.) An egg type of similar shape but slightly larger, was obtained from the Gulf of Panama in an abundance far in excess of any other type of anchovy egg (page 458). The small difference in size between the two eggs (Figure 2c) might be because the eggs from the Guaymas specimen were not fully developed. In addition, it has been shown that the anchoveta populations in the various baiting localities between Mexico and Peru are probably independent (Howard, 1954; Berdegué, 1958) and this difference in egg size may be genetic. Different

environmental conditions prevailing throughout the range of a species may also cause differences in the size of the egg. For example, Delsman (1931) reports that the egg size of a scombroid fish, (*Cybium guttatum*), varies inversely with the salinity.

An attempt was made to hold anchoveta in captivity until maturity. A sample of about two hundred was kept in a bait box during November and December 1956 at Taboga Island. These fish had a range of gonad width from 5 to 7 mm. when placed in the box, and samples were removed at weekly intervals throughout the spawning season. The gonads were gradually resorbed and eventually the fish died in an emaciated condition. Adult anchoveta are not found in the vicinity of Taboga Island during the spawning season and better results might be obtained by relocating the bait box.

(b) Examination of ovarian eggs

Examination of ovarian eggs usually gives only a general idea of the characteristics to be expected of the planktonic eggs, unless the fish are running-ripe. However, it is of great assistance if the ovarian eggs of a given species have some characteristic (e.g. an oil globule), not common to other eggs from which it is to be differentiated. No such characteristic was found in the ovarian eggs of the anchovy species in the Gulf. Variation in the shape of the planktonic egg among the species was indicated by fairly mature ovarian eggs of *Anchoviella balboae* and *Anchoa sp.* being quite different from those of the anchoveta at an equivalent stage (Table 1). Three species of anchovy found in the Gulf of Nicoya, Costa Rica (*Anchoa naso, Lycengraulis poeyi* and *Anchoa spinifer*) possess round ovarian eggs in the early ovarian stages (Peterson, 1956). However, this does not necessarily indicate that the ripe or planktonic eggs of these species will be round. As development proceeds the eggs may change shape, and whereas the immature eggs may be round the more mature eggs are oval. Such an observation was made of the ovarian eggs of *A. naso* (Table 1). In the Gulf of Panama no round anchovy eggs were recognized in the plankton, although two eggs types with oval-to-round cases containing roundish yolk masses were sampled (Figures 3a, A. and 3b, D).

The anchoveta gonads are not discernible until July or August after which they develop rapidly. In October 1956 anchoveta with gonads of an average width of 8 mm. were sampled. They contained immature eggs, the lengths of which were bimodally distributed, with those in the upper mode of mean length 0.60 mm. Howard and Landa (1958) found that the maximum egg size in the upper mode was 0.89 mm. These authors concluded that the eggs in the lower mode are resorbed.

(c) Relative abundance of egg types and of adult anchovies

Because neither of the preceding methods yielded conclusive evidence to identify the anchoveta egg, the possibility of identifying it by relative abundance and seasonal distribution was considered. For this purpose it was assumed that the anchoveta, as the dominant species of anchovy in the Gulf, spawned the most eggs, between October and January. This assumption requires that the abundance of the anchoveta eggs is not exceeded by that of the eggs of another species, which though less numerous, has a higher fecundity.

Nothing is known of the fecundities of the anchovy species in the Gulf. Therefore, a gross examination of several species including *Anchovia macrolepidota*, *Anchoviella balboae*, *Anchoa naso* and *Anchoa starksi*, was made to determine the relative fecundities. *A. macrolepidota*, *A. balboae*, and the anchoveta have approximately the same ratio of egg size to gonad size, and hence probably have similar fecundities. *A. naso* and *A. starksi* have a bigger ratio of egg size to gonad size indicating that their fecundities are small relative to that of the anchoveta.

To distinguish the most abundant egg type a number of characteristics were examined to determine which, if any, would be of use.

(i) Characteristics used in identifying planktonic fish eggs

Various criteria are used to identify fish eggs; the most common are:

Egg case
- (i) Dimensions
- (ii) Shape
  - (a) round
  - (b) oval
- (iii) Number of membranes
- (iv) Surface of case, i. e. smooth, sculptured, pustulated, reticulated, etc.

Yolk
- (i) Dimensions
- (ii) Shape
- (iii) Optical properties
  - (a) transparency
  - (b) translucency
  - (c) opacity
- (iv) Type of segmentation
  - (a) none
  - (b) partial
  - (c) marked

Oil globules	(i) Number
	(ii) Size
	(iii) Position
Pigmentation	(i) Embryo
	(ii) Oil globule
	(iii) Yolk
Number of myotomes	

During embryonic development, diagnostic characteristics are found in the several arbitrary stages into which development may be divided. The three stages describing the embryonic development of the anchoveta are the same as those used by Ahlstrom and Counts (1955) for the Pacific hake, *Merluccius productus*:

Early stage:	from fertilization to closure of the blastopore
Middle stage:	from blastopore closure till the separating tail curves laterally away from the embryonic axis
Late stage:	from the end of the middle stage to hatching

During the early stage of development diagnostic characteristics are usually limited to:

(i) Size and shape of egg case
(ii) Number of egg membranes
(iii) Number and size of oil globules
(iv) Size of perivitelline space
(v) Optical properties and texture of yolk

In the middle stage most of the characteristics listed under early stage still apply, as well as pigmentation when present, and positioning of the embryo and oil globule.

For the late stage, most of the characteristics listed in the early and middle stages are applicable with the addition of the number of myotomes, fin-fold size, length of digestive tract, and dimensions of yolk mass.

(1) Characteristics considered in identifying the anchoveta egg

Studies of Indonesian species of anchovy have shown variation in the dimensions and shape (round to oval) of the eggs, and that these characteristics may be used to identify them (Delsman, 1929, 1931). The anchovy eggs in the Gulf of Panama also exhibited variation in shape and dimensions, as shown in Figures 3a and 3b. Including the anchoveta, ten types of anchovy egg were sampled; all were oval, unpigmented and with the yolk markedly segmented. To differentiate the anchovy egg types in the Gulf

on size considerations alone would be time-consuming and laborious because it would require the measurement of numerous eggs. Therefore, as a more direct method, differences in anatomy of the eggs which might be used to distinguish the most abundant egg type, or assist by eliminating certain of them, were considered.

All the anchovy eggs sampled have a single unsculptured membrane, except type J (Figure 3b) which has a double membrane. The identity of this egg with those of the Engraulididae is not certain, but it is provisionally included. Only one sample, containing twenty-three eggs, was taken. The mean length and breadth were 1.377 mm. and 0.845 mm. Such an apparent exception to the usual type of egg is not unknown, as several closely related species have been reported to spawn anatomically dissimilar eggs. For example, the genus *Vinciguerria* includes four species, two of which, *V. poweriae* and *V. attenuata* have eggs with a single membrane, while *V. lucetia* and *V. nimbaria* spawn eggs with a double membrane (Ahlstrom and Counts, 1958). Also, several Indonesian species of the genus *Stolephorus* have eggs with an oil globule, whereas others do not (Delsman, 1931). None of the anchovy eggs sampled in the Gulf of Panama has an oil globule.

Segmentation of the yolk is considered a primitive characteristic and is usual in Isospondylid fishes such as the Engraulididae. No assistance in identification was afforded by variation in shape, size, or optical properties of the yolk granules among the egg types except type E (Figure 3a) in which the yolk was more finely granulated.

Most fish eggs develop pigment before hatching and, according to Raffaele (1888), the yolk-sac larvae of the European anchovy, *Engraulis encrasicholus*, have small melanophores along the dorsum at hatching. Orton (1955) recommends ten per cent formalin as a preservative for fish eggs and larvae because formalin of a lesser strength fails to retain the melanophores. To ascertain whether any pigment that might be diagnostic was destroyed by the preservative (buffered four per cent formalin) some samples were preserved in ten per cent formalin, but no pigment was revealed. Live anchovy eggs of several species were also examined to determine whether any evanescent pigments of taxonomic value were being destroyed by preservation. Such pigments are usually yellow and have been observed in living embryos of the Pacific hake (Ahlstrom and Counts, 1955) and in *Stolephorus* larvae of length 18 to 24 mm. (Delsman, 1929). No pigmentation of any type was present in the eggs or the yolk-sac larvae of the anchovy species examined.

The number of myotomes at each stage of development may be a diagnostic characteristic, though it is not always easy to count the myo-

tomes accurately. The anchovies in the Gulf have a range of 39 to 46 in the number of vertebrae, which correspond to the number of myotomes, with thirteen of the twenty species having a range overlapping that of the anchoveta; hence this characteristic was of no assistance.

(2) Primary characteristic adopted - dimensions

Because there are no anatomical characteristics that can easily be used for identification, size differences among the eggs were considered. All the egg types sampled were oval (Figures 3a and 3b) and the dimensions used were those of the long and short axes. They were measured by an ocular micrometer (1 micrometer division = 0.0170 mm.) in a binocular microscope with a magnification of twenty-seven. Initially, measurements were taken of the embryo length and yolk-sac width at the three stages of development, in addition to the egg case dimensions. Subsequently, it was found that the embryo and yolk-sac measurements were of little use owing to wide variation within the stages of development. However, embryo and yolk-sac widths did corroborate differences in the size of the egg case among species. Egg cases measured at early, middle and late stages of development had the same dimensions, indicating no change during development.

The lengths and breadths of fish eggs of most species are approximately normally distributed. Normality of distribution of planktonic anchovy egg size was tested by measuring five hundred eggs at random from each of several rich homogeneous samples and applying Chi-square tests: in each case these gave a significant goodness of fit at the 0.05 probability level. Each discrete frequency distribution was considered to belong to a particular species (*vide infra*). Measurements of ovarian eggs, in the upper mode, stripped from a running-ripe anchoveta taken at Guaymas, Mexico, were also tested by this method and found to be approximately normally distributed.

Measurements of the length and breadth of many thousands of planktonic anchovy eggs were taken and one frequency distribution (Table 2) was found to be markedly dominant during the period when the anchoveta population was sexually mature; this was provisionally attributed to the anchoveta. Hereafter, this egg type is referred to as anchoveta.

A probability paper method described by Harding (1949) and Cassie (1950, 1954) was used to separate the components of polymodal frequency distributions of the dimensions of eggs of several anchovy species. This method was particularly useful in separating samples containing egg types A, C, and anchoveta (Figure 2a and Table 3). Another method used to separate the different egg types was to plot the individual values of egg

length against those of egg breadth. The length and breadth distributions of the component egg types in mixed samples then separated along the coordinates. In most samples, the egg identified as the anchoveta was predominant and some contained this type only (Figures 4b to 19b).

The egg designated as type B (Figure 2a and Table 3) has dimensions overlapping sufficiently with those of the anchoveta to render the probability paper method and the method of plotting individual values of length against those of breadth inadequate for their separation.

Most of the mean lengths of the anchoveta egg case, computed from homogeneous samples of fifty or more eggs, were between 67 and 70 micrometer divisons (1.139 - 1.190 mm.). The standard error of the mean of these sample means was ±0.93 micrometer divisions. The 99 per cent fiducial limits of these sample means were 68.5 ± 2.8 divisions, a range of 65.7 to 71.3. On this basis a lower limit of 66 divisions (1.122 mm.) for a sample mean was chosen to separate the anchoveta egg samples from those of type B. Definition of the upper limit is not critical because the sample means of type C do not overlap those of the anchoveta (Table 3); furthermore, these egg types are spawned during different diurnal periods (page 455). The length dimension was used in preference to the breadth because the two breadth distributions almost completely overlapped. The statistics of type B based on this division are given in Figure 2a and Table 3; the mean length and mean breadth are 1.112 mm. and 0.534 mm.

Grand frequency distributions of the length and breadth of 22,377 eggs from 271 samples classified (*vide supra*) as pertaining to the anchoveta were computed (Figure 2a and Table 3). The samples included in this computation had mean lengths between 66 and 70.9 micrometer divisions (1.122 - 1.205 mm.) and the resulting composite distribution was normal. The mean length and mean breadth of the anchoveta egg as calculated from this distribution are 1.166 and 0.558 mm. with a range in these dimensions of 0.986 to 1.360 mm. and 0.493 to 0.663 mm., respectively.

In addition, a grand length-frequency distribution comprising the samples of both the anchoveta egg and type B was completed. This distribution was tested for bimodality by the probability paper method, but there was such marked overlap of the component distributions that no point of inflection could be accurately chosen. Also, selected individual samples of anchoveta eggs and type B were combined and tested by this method, but it was still difficult to choose the point of inflection, though there was indication of a second distribution. Only a few samples contained type B and these were taken mainly during the early part of the spawning season, especially from November 19 to 26, 1956 (Figure 9b). The abundance of type B was so low that even if it were included with that of the anchoveta

no appreciable source of error in estimation of abundance would be introduced.

In Table 2 are shown the statistics of 162 samples in which a minimum of fifty anchoveta eggs per sample were measured. The ranges in mean length and mean breadth for these separate samples are 1.122 mm. to 1.205 mm. and 0.530 to 0.578 mm. respectively; considering the number of factors influencing egg size, they are remarkably uniform. The positions at which these samples were taken can be obtained by relating the date and serial number of the sample in Table 2 with its equivalent in Figures 4a to 22a.

The length and breadth-frequency distributions attributed to the anchoveta egg are unimodal. Such distributions could, however, be produced by the same dimensions of eggs of more than one species, but the distributions of the dimensions of these other eggs would have to be identical to preserve this unimodality. Additionally, these other egg types would have to be spawned during the same diurnal period. Such coincidence is unlikely.

The definition of the frequency distributions describing each type was simplified by occasionally collecting homogeneous samples. A total of ten types of anchovy egg, excluding type J (Table 3 and page 447) was identified, and the histograms, shown in Figures 2a, 2b and 2c, are constructed from the dimensions of eggs from groups of homogeneous samples. The drawings of the various types (Figures 3a and 3b) are from eggs with dimensions near the means of frequency distributions relating to each type.

The length and breadth-frequency distributions of each type are shown in Figure 2, and related statistics are given in Table 3. Only types A, B and C are sufficiently similar to the anchoveta egg to require detailed examination for their separation. There is an overlap in the dimensions of certain types (Figure 2a and 2b and 2c), preventing the accurate extraction of the component distributions on the probability paper. However, the components of polymodal frequency distributions obtained from large heterogeneous samples are easily extractable, when the degree of overlap is not extensive, as the points of inflection on the probability paper plots are definite.

(3) Comparison of the diurnal spawning periods

The anchovy species which spawn during the same season as the anchoveta exhibit a variety of diurnal spawning periods (Table 4). These diurnal periods, excepting that of the species spawning egg type B, differ from that of the anchoveta. Hence, at any given hour, there are differences between the stage of development of the anchoveta eggs and those of the other species (excluding type B). The differences persist throughout the

embryonic period but are more easily discernible during the early and middle stages of development, and they may particularly be used to differentiate the anchoveta egg from types A and C which are spawned several hours earlier.

Differences in the stage of development at a given hour are not accounted for by the developmental rates because the one-cell stage of the eggs of the other anchovy species are found earlier than that of the anchoveta (Table 4). The rate of development of all the egg types sampled is similar, the incubation period lasting about twenty hours (page 461). There were no early stage anchoveta eggs in the plankton when the freshly spawned eggs of the other species were sampled; only late stage anchoveta eggs, spawned the previous night and near hatching, were present. From about 21:00 to 01:30 hours the surface waters are almost devoid of anchoveta eggs. When the anchoveta spawns (01:30 to 04:30 hours), the eggs of the other species have the blastopore lip advancing over the yolk mass in varying degrees, and merely on this consideration they can be readily distinguished from those of the anchoveta. The difference between the diurnal period of spawning of the anchoveta and the other species, and consequently between the respective stages of development at any hour, was well shown by a sample taken at 10:30 hours. This contained types A, D, and G, entering the late stage, whereas anchoveta eggs at this time have not completed blastopore closure.

The dimensions and stage of development of the anchoveta egg are diagnostic. Except for type B, the stage of development alone can usually be used to distinguish the anchoveta egg from those of the other species.

(d) Seasonal distribution and abundance of the anchoveta egg

During August and September 1956, plankton samples were taken at several localities throughout the Gulf, including the region between the Canal entrance and Punta Mangle. The anchoveta at this time were still sexually immature and the eggs in the plankton (types A, D, F, G and H) could be classified as types other than the anchoveta.

From February till September 1957, a once-monthly survey was made of the region between Panama Viejo and Isla Chepillo; thirty plankton tows were taken over approximately the same course each month. The results showed that anchovy spawning was much reduced during this period (Figure 39), and that no anchoveta eggs were in the plankton from the middle of January until the end of September 1957.

In addition to their principal spawning season, some species spawn, though at a lesser intensity, throughout the year; for example, the Pacific

hake (Ahlstrom and Kramer, 1957). This is not true of the anchoveta in the Gulf of Panama because neither are sexually mature specimens nor eggs found except between October and January.

In May 1957 eggs of similar dimensions to those of the anchoveta were sampled; however, these eggs differed from the anchoveta egg in the stage of development at a given hour and they were designated type C (Figure 2a and Table 3).

To ascertain the seasonal abundance of the anchoveta egg it was necessary to obtain estimates of the total number of eggs and the percentage of anchoveta eggs, in each sample.

(i) Estimation of the number of eggs in each sample

Two methods were used to estimate the number of anchovy eggs in the plankton samples. Initially, for samples containing approximately one thousand eggs, all the anchovy eggs were removed and counted. Subsequently, in order to facilitate the work this method was used only with samples containing approximately five hundred eggs. For samples containing more than five hundred eggs the following method was adopted: the total volume of plankton and formalin, V, was measured in a graduated cylinder, and then transferred to a beaker. It was mixed uniformly by a "Magmix" and three 1 c.c. aliquots were removed. Each aliquot was placed in an oblong plastic dish having an area of S ruled squares and formalin was added to spread it over the grid. The number of eggs in X squares was counted for each aliquot, giving total counts in the X squares of N_1, N_2 *and* N_3. The number of squares counted, X, varied with the richness of the sample, fewer squares being counted with the rich samples. The squares in the grid were numbered in sequence from one to forty-five, and for each aliquot the numbered squares to be examined were selected from a box of assorted numbers. The estimated number of eggs in the sample, E, was obtained from $E = VS\,(N_1 + N_2 + N_3)/3X$.

Of the two methods the first is the more accurate because all the eggs in the sample are counted. The second method gave reliable estimates because repeated estimations of a sample in which all the eggs had been counted produced results, which seldom varied from the true value by more than ten per cent. In both methods all the anchovy eggs, irrespective of type, were included in the estimate.

Because the plankton net was not towed at the same speed for all samples, the number of eggs in each sample was standardized to represent the number of anchovy eggs of all types per linear nautical mile.

(ii) Estimation of the percentage of anchoveta eggs in each sample

The percentage estimates of anchoveta eggs in the samples (Figures 4b to 23b) were usually obtained by measuring 100, 250 or 500 eggs at random from each sample with the degree of homogeneity of the sample determining the actual number measured. By considering the resulting length and breadth frequency distributions together with the stage of development of the eggs in relation to the time of day when collected, it was possible to obtain an estimate of the percentage of anchoveta eggs. Most of the samples contained a high percentage of anchoveta eggs, making this an easy process, and subsamples of one hundred gave an accurate estimate. The samples containing three or four egg types in the late stage of development required larger subsamples of 250 or 500 and the percentage of anchoveta eggs was then estimated by the probability paper method.

In Figures 4 to 23 are shown the spatial distribution and abundance of all types of anchovy eggs, and the percentage of anchoveta eggs in each sample, on different dates throughout the anchoveta spawning season, in the region from the Canal entrance to Punta Mangle. From mid-November to the third week of December 1956 the egg type ascribed to the anchoveta was more abundant than any other (Figures 6b to 19b). At the peak of the anchoveta spawning season, which occurred during the second week of December 1956 (Figure 38), samples containing many thousands of eggs and composed predominantly of anchoveta eggs (Figure 17b), were taken by successive tows over an area encompassed by a shoreline distance of approximately twenty-five miles and extending about four miles offshore. The largest sample contained an estimated 310,000 eggs.

The seasonal abundance of the anchoveta egg and of all the other types of anchovy egg sampled are shown in Figure 39. From mid-October 1956 until mid-January 1957, approximately eighty per cent of the total anchovy eggs in the plankton were of the anchoveta type. Eggs of other anchovy species were sampled on occasions in appreciable quantities, for example, during the surveys shown in Figures 8, 12, 13 and 16. Estimates of the relative abundance of the other eggs types, based on the number and size of samples where it was possible to obtain frequency distributions sufficiently complete to classify the egg, showed them to be in the following descending order of abundance: type F, G, A, B, C, H, D, I, E.

4. Identity of egg type B

Because it was difficult to differentiate egg type B from that of the anchoveta, either by the dimensions or by the relative stages of development, the embryos were examined for embryological differences. Initially, it was thought that the development of the tail of type B was different

from that of the anchoveta. The tail of the anchoveta appeared to extend anteriorly after growing only halfway round the posterior margin of the yolk. In type B the tail appeared to encircle the posterior margin of the yolk before extending anteriorly. However, there was so much variation in this feature, that its use for diagnostic purposes was not warranted.

Egg type B may originate from anchoveta different from those that spawn most of the eggs. It is a common occurrence among marine fishes that larger fish tend to mature earlier and, on the average, this tendency was noted for the anchoveta (Howard and Landa, 1958). The larger fish of a size above approximately 140 mm., belonging to the two-year age group and maturing earlier, may spawn eggs of slightly smaller dimensions than the bulk of the population, which is in its first year. Egg type B first appeared in small numbers at the end of August 1957, when the anchoveta population as a whole was still immature, but during this year the peak of the anchoveta spawning and probably the time of onset, was advanced by about three weeks compared with that of 1956, and it is still possible that these are anchoveta eggs. Howard and Landa (1958) concluded from gonad studies that probably only one batch of eggs is spawned by the anchoveta; therefore, these two egg types are not likely to be the result of successive batches of eggs.

Alternatively, it may be the egg of another species; considering the number of anchovy species inhabiting the Gulf, this explanation seems the more reasonable. Some anchovy eggs, designated type B, were sampled in the region of the River Anton during December 1955, but because no evidence of anchoveta spawning was subsequently found in this region, the occurrence of this egg here seems to support the hypothesis that it is the egg of a species other than the anchoveta. The origin of egg type B will probably remain a moot point, however, until artificial fertilization of anchoveta eggs from both age groups has been accomplished.

5. Identification

The anchoveta egg was identified by the combination of:

(i) Its size, which readily distinguishes it from all other anchovy eggs except type B, which, however, is slightly smaller.

(ii) The diurnal period of spawning, which is different from those of the other types sampled, except type B.

(iii) Its predominance, from October to January when the anchoveta population is sexually mature; it is not found in other months.

(iv) The appearance of juvenile anchoveta in abundance about six weeks after the peak of spawning.

Verification of this identification by artificial fertilization has not yet been achieved, but now that the spawning areas and diurnal spawning period of the anchoveta are known it should be possible to obtain running-ripe fish for this purpose. The use of an otter trawl to capture these fish is recomended.*

EARLY LIFE HISTORY

1. Diurnal spawning period

Several authors have reported that anchovies in tropical latitudes spawn during the evening and early morning hours. For example, Indonesian species of *Engraulis* and *Stolephorus* spawn at this time (Delsman, 1929, 1930). The Hawaiian anchovy, *Stolephorus purpureus*, spawns between 22:00 and 24:00 hours (Yamashita, 1951). This period is also common among anchovies from regions outside the tropics. Bolin (1936) notes that the northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawns at about 22:00 hours. *Anchoa mitchilli* at Beaufort, North Carolina, spawns from 18:00 to 20:00 hours (Kuntz, 1915), and *Anchoviella epsetus* from the same locality, between 18:00 and 21:00 hours (Hildebrand and Cable, 1930). The diurnal spawning period of each of ten species of anchovy in the Gulf of Panama lasts about three hours, and all occur between about 17:00 and 04:30 hours (Table 4).

The pre-cell and one-cell anchoveta eggs were found principally between 01:30 and 04:30 hours, with a peak at about 03:00 hours, in surveys conducted throughout the night during November and December 1956 (Figures 8, 12, 13, 16, and Table 5). These hours are approximately the limits of the diurnal spawning period of the anchoveta. At least eight anchovy species spawn earlier than the anchoveta; only type B is spawned during the same diurnal period as the anchoveta egg. Although it was not recognized during the earliest stages of development, the later stages correspond closely with those of the anchoveta.

There was no daily variation, either in the stage of development of any of the egg types at a given hour, or in the period during which the pre-cell and early-cleavage stage eggs were sampled (Tables 4 and 5). This indicates that the diurnal rhythm is independent of the tidal cycle and apparently is not determined by a temperature response because variation in water temperature during the diurnal spawning period is usually about the same as that throughout the day.

---

* Since completion of the manuscript, personnel at the Commission's Panama Laboratory have sampled running ripe anchoveta, using this method, and effected artificial fertilization. Examination of these eggs has verified the identification of the planktonic anchoveta egg made on the criteria listed above.

2. Embryological development

Embryonic development of anchovies is similar for different species throughout the world, the principal difference being in the length of the incubation period. All the anchovy eggs collected in the Gulf hatched in about twenty hours. Late stage eggs with the length of the anterior projection of the tail well developed were sampled after 15:00 hours, and newly hatched yolk-sac larvae of three species of anchovy were sampled at 18:30 hours. Egg types A, D, F and G hatched in the laboratory between 16:00 and 19:00 hours.

The embryonic development of the anchoveta was studied by examining preserved material and by observing the development of planktonic eggs in the laboratory.

(a) Development of planktonic anchoveta eggs.

During the 1956-57 spawning season anchoveta eggs developed between 24.8°C and 29.5°C with a mean of 27.2°C, according to temperatures taken by a recording thermometer with the temperature-sensing element situated in the hull of the Commission's research vessel some six feet below the surface. The peak of spawning was in the second week of December, and during a survey made from December 13 to 14, 1956 the temperatures were between 25.1°C and 28.0°C with a mean of 26.2°C.

The stages of embryonic development at hourly intervals are shown in Figure 35. Eggs taken at the same hour of the day throughout several weeks of spawning were grouped and the most typical of the group was drawn. Variation in the stage at each hour was never more than would be consistent with differences in the time of spawning within the diurnal spawning period. Additionally, there may be variation due to differences in the rate of development of the eggs. Temperature is an important factor influencing this rate; for example, Ahlstrom (1943) has shown with eggs of *Sardinops caerulea,* that a rise of 7.15 per cent in the time required to reach any given stage will be caused by a 0.5°C decrease in temperature.

As this study is not primarily embryological, but one of identification, the descriptions of the embryonic stages are mainly concerned with structures that can be seen under a binocular microscope (27x), and which assist in identification. However, the details of each stage were drawn using a compound microscope (180x).

The eggs develop rapidly and hatch approximately twenty hours after fertilization. The early stage, with blastopore closure, is completed at about 11:30 hours, and the middle stage at about 16:00 hours. From about 21:00 hours onwards the number of anchoveta eggs in the samples declined mar-

kedly, which is attributed to hatching occurring below the surface; otherwise, eggs in the hatching stage and newly hatched yolk-sac larvae would have been sampled. The latest time (22:30 hours) anchoveta eggs were sampled is shown in Figure 20b. The mean total length of the embryos in these eggs was the same as that of yolk-sac larvae (1.99 mm.) hatched in the laboratory, between 21:15 and 23:45 hours, at temperatures similar to those in nature. It was concluded that anchoveta eggs in the plankton hatch between about 21:00 and 00:00 hours.

The earliest time anchoveta eggs were sampled was 01:58 hours (Table 5) and because these eggs were not in the stage of polar differentiation with a blastodisc formed, they were undoubtedly taken only a short time after being spawned. At this stage, here termed pre-cell, the cytoplasm envelops the yolk as a thin layer. It subsequently migrates to the animal pole causing the polar accumulation of cytoplasm and the formation of the one-cell stage; this stage is definitive, and in preserved eggs the cell appears light to dark brown and contrasts strongly with the pale yellow of the yolk. Live eggs are translucent at all stages.

It is not known whether the streaming of the cytoplasm towards the animal pole precedes or is a consequence of fertilization. However, in samples taken some time after spawning and composed predominantly of eggs in the advanced blastula stage there were some eggs still in the pre-cell stage. The cause of non-development may be lack of fertilization, but only observations of artificially fertilized eggs will give a conclusive answer. Differences in the mode of polar differentiation of the egg have been reported in several species of fish. For example, in *Gasterosteus aculeatus* polar differentiation is a consequence of spawning and fertilization (Thomopoulos, 1953a), whereas in *Perca fluviatilis* it begins before spawning and is completed at spawning independently of fertilization (Thomopoulos, 1953b).

The time-table of anchoveta embryonic development is:

From 02:00 until about 04:00 hours the pre-cell to sixteen-cell stages predominate. Cleavage is meroblastic.

The thirty-two and sixty-four-cell stages are typical after 04:00 hours, with a range from the pre-cell to the sixty-four-cell stage.

A blastula with dimensions approximating that of the blastomeric disc and corresponding to the 256-cell stage, is developed by 05:00 hours; subsequently, there are few eggs in the pre-cell and one-cell stages.

By 06:00 hours the blastula is composed of a mass of small cells with the blastopore lip undefined. The central area of the blastula is translucent,

owing to the formation of the segmentation cavity, and contrasts with the opaque periphery. Gastrulation proceeds by epiboly.

At 07:00 hours the stage varies from the blastopore lip just becoming defined to being one-quarter advanced over the yolk mass. A typical stage has overgrowth of the yolk mass by embryonic tissue one-quarter completed. From this time till closure of the blastopore the hourly stages differ principally in the proportion of the yolk mass covered by the advancing germ ring, and in the degree of the development of the embryo. These stages are: 08:00 hours: a range of one-fifth to five-eighths with a mean of one-third. 09:00 hours: a range of one-fifth to two-thirds, with a mean of one-half. 10:00 hours: a range of one-half to five-eighths, with a mean of three-fifths. 11:00 hours: a range of two-thirds to blastopore closure, with a mean of four-fifths. A few of the eggs have completed blastopore closure, and these have three to five myotomes differentiating in the center of the embryo. Myotomes are developing before closure of the blastopore in some eggs.

Samples taken at 12:00 hours usually contain a few eggs with the blastopore about to close, but most demonstrate closure to have occurred and the incipient middle stage to be typical. The tail is becoming prominent and the optic cup is developing.

There are still a few eggs just prior to blastopore closure at 13:00 hours. In most eggs the tail extends to the posterior margin of the yolk and has begun to grow ventrally. Segmentation is definite in the center of the embryo, where 12 to 17 myotomes may be counted, but indefinite at the anterior and posterior ends.

The middle stage in which the tail has not yet lifted away from the yolk, is representative at 14:00 hours. Segmentation is more definite and from 16 to 21 myotomes are developed. The eyes are plainly visible.

At 15:00 hours, the late-middle stage, with the tail extremity lifted away from the yolk, predominates. There are between 22 and 25 myotomes.

Most of the eggs at 16:00 hours are still in the late-middle stage, but some have the tail beginning to curve laterally and are entering the late stage. There are now from 26 to 29 myotomes which are <—shaped in contrast to their previous bar-like shape.

The main observable differences during the late stage are: (i) the ratio of the length of the anterior projection of the tail to the embryonic length at the end of the middle stage, (ii) an increasing definition of the embryo.

By 17:00 hours there is a range in the growth of the tail from an incipient lateral curve to an anterior projection about one-quarter of the em-

bryo length at the end of the middle stage. Between 30 and 34 myotomes are developed. The auditory vesicle is now visible in some embryos and development of the dorsal and ventral fin-folds begins.

At 18:00 hours the ratio of the length of the anterior projection of the tail to the embryonic length at the end of the middle stage is about one-third and there are 34 to 38 myotomes. The cross-striation pattern of the muscle fibres, typical of the larvae of clupeoid fishes, has begun to develop in the myotomes at the center of the embryo (these may be seen under a magnification of 180).

From 19:00 to 21:00 hours the ratio of the anterior projection of the tail increases to between two-fifths and one-half of the embryonic length at the end of the middle stage. The adult number of myotomes (39 to 42) is developed at 19:09 hours. The auditory capsule is clearly defined by 20:00 hours.

(b) Laboratory hatching of anchoveta eggs.

To observe the embryonic and larval development a sample composed predominantly of anchoveta eggs was collected between 06:58 and 07:13 hours on December 21, 1956, about two miles off the mouth of the River Tapia. The sample was held in plastic containers till arrival at the laboratory, where it was transferred to twenty petri dishes each containing approximately 50 eggs. The few eggs of other anchovy species were removed. A sub-sample of the eggs was measured; their dimensions confirmed that they were anchoveta eggs (Figure 2c). These eggs and the larvae hatching from them developed in sea water which was changed every two hours. The mean temperature was 27.3 C with a range from 25.1 C to 30.1 C; these temperatures are similar to those at which eggs develop in nature. Mortality was low during embryonic development.

(i) Embryonic development

The eggs were in the advanced blastula stage when sampled, with the embryonic shield developing and the blastopore lip beginning to advance over the yolk (Figure 35a). Embryonic development was observed throughout the day. The early stage was completed in most of the eggs by 12:00 hours. The middle stage lasted until 16:15 hours, and it was during this stage that the heart was first observed beating. Hatching commenced at 21:15 hours and continued till 23:45 hours; most of the eggs hatched between 22:00 and 23:00 hours.

Live eggs in the early stages float vertically at or near the surface with the blastula downwards, and as development proceeds they float horizontally with the embryo underneath.

It was noted in the laboratory that eggs near hatching sank to the bottom of the containers. Similar observations have been made of the eggs of *Anchoa mitchilli* (Kuntz, 1915) and *Engraulis mordax* (Bolin, 1936). This is probably the reason why eggs near hatching and yolk-sac larvae were seldom sampled by surface tows (page 468).

Some time before hatching, the embryo thrust with its tail and consequently exerted a pressure against the ends of the egg case. After breaking the egg case at the anterior end the larva lay motionless, enclosed in the broken case. This initial inactive period was followed by the larva freeing itself from the case and again lying still. The larva then straightened itself and could effect locomotion; it attempted to avoid capture by the pipette.

The mechanism of hatching is probably as follows: During the late stage the length of the embryonic axis increases to such an extent that it cannot be accommodated in the capsule withhout the development of a sigmoid curvature to compensate for this increase. This curvature first develops about 20:00 hours and is most pronounced just before hatching (Figure 35c). Owing to the confinement of the embryo, a tension is exerted upon the case causing it to elongate. This tension and the movements of the embryo cause the case to rupture across a horizontal plane which is apparently common to all anchoveta eggs. The breakage plane is at approximately one-sixth of the total length of the case from the head end.

(ii) Larval development

Larval development of the anchoveta was studied from larvae hatched and reared in the laboratory. Drawings were made of larvae typical of the different stages, using a magnification of 180 (Figure 36).

At hatching, the translucent larva has the head deflected over the yolk sac. It has no mouth and the eyes are still unpigmented. The larva must subsist on its yolk reserve till the structures necessary to detect, capture, and utilize, external food sources are developed. The chorionic fissure, nerve cord and notochord are plainly visible. The dorsal fin-fold commences just posterior to the eye and begins to expand in the region of the otic cup; it is continuous with the ventral fin-fold. The cells which will form the pectoral fin-buds are beginning to differentiate.

Anchoveta yolk-sac larvae may be distinguished from those of certain other species at an equivalent stage, by differences in total length. A sample of newly hatched yolk-sac larvae was taken from the plankton and it was deduced that they originated from eggs of three species, excluding the anchoveta, because their total lengths gave a tri-modal frequency distrib-

ution with mean lengths for the components of 1.60, 1.87 and 2.30 mm., whereas the mean total length of anchoveta larvae at hatching is 1.29 mm.

Twelve hours after hatching the cranial flexure has almost disappeared and the yolk sac is approximately half absorbed. No pigmentation is yet developed. The cross-striation pattern of the muscle fibres in the myotomes is more distinct, and this is probably related to the greater locomotory capabilities of the larva. The fin-folds are now wider, the dorsal fin-fold having a more pronounced sweep than the ventral fin-fold. Actinotrichia are developing only in the caudal fin region. Although rudimentary jaw buds are developing, the larva is still without a mouth.

By eighteen hours the yolk sac is about two-thirds absorbed and the jaw buds are further differentiated. The pectoral fin-buds are now well developed, as is the otic cup.

The yolk sac is four-fifths absorbed twenty-four hours after hatching, and there is further development in the jaw region though no functional mouth is present. A brown pigment begins to be deposited on the postero-dorsal margin of the retina. In a few specimens brown pigment spots are developing along the ventro-lateral margins of the intestine.

At thirty-six hours black pigment has developed in the eyes and there is a row of black spots along each ventro-lateral margin of the intestine and caudal myotomes. About one-tenth of the original yolk sac now remains. The pectoral fins are developed and consist of a fleshy base with a wide membrane which does not yet contain fin-rays.

Yolk-sac absorption is completed from thirty-six to forty-two hours after hatching, and by forty-eight hours a functional mouth is developed. At this time there is an increase in the width of the intestine, which is probably concurrent with the critical change from the yolk to external food sources.

At the forty-eight hour stage, pigmentation of the eye and the pigment pattern along the ventro-lateral margins of the intestine and the caudal myotomes, are better developed.

After forty-eight hours few larvae remained and these are not described, owing to the abnormal environment in which they developed (no adequate food supply). The experiment was continued till ninety-six hours from hatching when the sole remaining larva which appeared to be in excellent condition, was preserved.

Ossification of these larvae was studied using the alizarin stain method of Hollister (1934) as modified by Clothier (1950). None of the skeletal structures was ossified till forty-eight hours after hatching, when the cleithrum first absorbed some stain; the larvae then had a mean total length

of 2.79 mm.. The one larva surviving after ninety-six hours had a total length of 2.94 mm., and the cleithrum was still the only structure showing signs of ossification.

The growth rate of the artificially reared larvae is shown in Figure 37. Growth is relatively rapid during the first twelve hours when there is a good supply of yolk, but it declines abruptly to almost zero after twenty-four hours, the yolk then having been almost depleted. From the twenty-four hour stage onwards the average length of the larvae did not increase, though morphological changes occurred.

Fish larvae have been reported by several authors, for example Miller (1952) with larvae of *Sardinops caerulea,* to decrease in length after the yolk sac has been absorbed; this is probably caused by utilization of tissue resources. Such an occurrence was not evident in these anchoveta larvae.

At intervals after thirty-six hours, attempts were made to feed the larvae with fish blood, human blood, and finely ground yolk of hard-boiled eggs. Some larvae appeared to exhibit feeding behavior when blood was fed; they were observed darting into clumps of corpuscles. With improved techniques it should be possible to raise anchoveta larvae beyond the ninety-six hour stage.

In Table 6 are given the means and ranges of the total length and several body dimensions of the larvae at selected stages. These statistics are not necessarily diagnostic of anchoveta larvae, because they may apply equally well to the larvae of other species of anchovy.

3. Larval and juvenile anchoveta

(a) Methods of sampling

Anchovy yolk-sac larvae were obtained in only two of about one thousand surface tows, taken throughout the day in areas usually abundant in eggs in all but the latest stages. These larvae were taken in the vicinity of the River Pacora about two miles offshore on December 12, 1956 between 18:30 and 19:00 hours, and were in excellent condition. The paucity of yolk-sac larvae cannot therefore be ascribed to defects in the sampling gear, but probably to hatching occurring well below the surface, and to the demersal habit of the larvae. It is planned to attempt sampling of these larvae by oblique plankton-net tows, and by nets with depressors. It was found difficult to capture anchovies smaller than about 35 mm. long; above this size they may be readily caught with a castnet. Small numbers of anchovy larvae of lengths between about 3 and 15 mm. were often sampled by plankton nets towed at the surface during the surveys (Figures 4 to 33); occasionally, as many as two hundred were taken.

Attempts were made to sample larval and juvenile anchovies first observed in dense schools between the mouths of the Rivers Pacora and Chico, on December 5, 1956. Surface and oblique tows, using plankton nets of several mesh sizes (aperture diameters: 0.5, 1, 5, 7 and 10 mm.) were taken, but only a few anchovies, of lengths 10 to 25 mm., were obtained. Two types of high-speed plankton sampler were also used, but without success. The schools were observed rising to the surface and submerging again; running through them at full speed (8 knots) with a coarse-mesh net towed astern at the surface gave poor results. The fathometer showed that the schools submerged as the boat passed over them; the tracing indicated that the school extended upward from the bottom a distance of about one fathom. At night it was often easy to locate these schools by their strong luminescence. Improved catches, of about twenty anchovies, were obtained by running the net out on wire *via* an angled boom, by which means a school could be circled and the net drawn through without causing it to submerge.

On December 27, 1956, while otter trawling for adult anchovies about one and a half miles off the mouth of the River Chico, a small sample of larvae and juveniles was obtained. Although the mesh size of the trawl was adequate to catch adults in quantity, it was too coarse to be highly efficient in capturing larvae and juveniles. Therefore, the otter trawl was modified by placing nylon netting of aperture diameter 10 mm. in the cod end. A further haul was made at the same site and approximately ten thousand anchovies between 5 and 30 mm. long were obtained. Sampling was then conducted about three miles offshore between the mouths of the Rivers Chico and Juan Diaz. A haul lasted thirty minutes and was taken at a speed of five knots; each resulted in the capture of ten to fifteen thousand larval and early-juvenile anchovies. Such samples were obtained irrespective of whether there were signs of surface schools, thus indicating that they pass these stages demersally. Subsequently, the trawl method was used both during the day and night, when large catches were obtained from or near the bottom. Many of these catches were composed predominantly of anchoveta 20 to 30 mm. in length.

(b) Distribution

The scarcity of yolk-sac larvae in the samples is probably due to hatching occurring well below the surface, and to the larvae being demersal. Sette (1943) notes that late stage eggs of the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, tend to sink from the surface waters, and prefers to ascribe this to changes in density of the water rather than to changes in egg density as development proceeds. A change in egg density is preferred as an explanation of the scarcity of anchoveta eggs near hatching in the surface

waters. The two occasions on which anchovy yolk-sac larvae were sampled by surface tows may have been due to unusual hydrographic conditions preventing the sinking of the eggs prior to hatching, or to vertical mixing bringing a few to the surface. A similar lack of yolk-sac and early-larval stages has been reported by Yamashita (1951) in the Hawaiian anchovy, *Stolephorus purpureus*, and in the herring, *Clupea harengus*, in Icelandic waters by Einarrson (1956). The latter attributes this lack to the larvae being demersal, and notes the difficulties inherent in sampling such a habitat.

Unlike the adults, juveniles are found offshore, and anchoveta from about 50 to 80 mm. in length are taken for tuna bait several miles from shore in the clearer waters. During January 1957 numerous schools of young anchovies were observed offshore in the region between the Canal entrance and Punta Mangle. In particular, there were many schools in a zone extending from about two to six miles offshore between the mouth of the River Pacora and Isla Chepillo. These schools were being preyed upon by larger fish and by thousands of gulls (*Larus atricilla*). On attaining a length of about 80 mm. (4 to 5 months old) the anchoveta migrate inshore to adopt the habitat of the adult.

Throughout the Gulf the adults' habitat is characterized by a muddy bottom, which is undoubtedly of paramount importance in their ecology, and is possibly a limiting factor in the distribution of the adult. On the basis of morphometric and meristic studies, the anchoveta populations on the Colombian Coast and in the Montijo Bay region of Panama have provisionally been shown to be independent from that inhabiting the Gulf of Panama (Berdegué, 1958). A map of the bottom sediments shows that both the Colombian Coast and Montijo Bay are separated from the Gulf of Panama by regions apparently ecologically unsuitable for the adult anchoveta.

4. Spawning season

An estimate of the 1956-57 spawning season was made by noting the approximate date of appearance and subsequent disappearance of anchoveta eggs from the plankton.

Systematic surveys of the sampling area did not begin early enough to determine the exact date that spawning commenced, but its approximate date of inception was noted from samples taken during a survey of the Isla Chepillo - Punta Mangle region on October 17, 1956 (Figure 4). A few samples taken in the Panama Viejo - Isla Chepillo region on October 12, 1956 did not contain anchoveta eggs. The first systematic surveys were begun in the second week of November, when spawning was found to be

relatively intense (Figure 38), and anchoveta eggs were continuously sampled in abundance over a distance of approximately 25 miles (Figure 6). Surveys of the sampling area were made frequently throughout the season and anchoveta eggs were always present, indicating daily spawning. Anchoveta eggs were sampled till about the second week of January (Figure 23) and a survey conducted on January 24, 1957 showed that spawning had been completed (Figure 24).

An estimate of the relative intensity of spawning was made by computing the mean number of anchoveta eggs per linear nautical mile over approximately the same course, at intervals throughout the season, in the region from Panama Viejo to Isla Chepillo; this region was used owing to the better sampling coverage. Because the number of samples from which the means were calculated varies, only a rough comparison can be made of the changes in intensity of spawning. The intensity increased rapidly after its inception in October and reached a peak in mid-December, after which it declined abruptly till the beginning of January when there was only light spawning (Figure 38 and Table 7). Most spawning occurred between the first week of November and the third week of December.

Some anchovy spawning, excluding that of the anchoveta, occurs throughout the year, and in the Panama Viejo - Isla Chepillo region, it was most intense from October to January, with a peak in the latter month.

5. Spawning season and environmental conditions

Spawning of the anchoveta in the Gulf of Panama is seasonal, and it is of interest to inquire into the causes of the timing.

The breeding seasons of most vertebrates are determined by two groups of causes, termed the ultimate and the proximate by Baker (1938).

The ultimate causes of the timing of a spawning season are the reasons why that particular period is most suitable. Of these causes the most important probably is an adequate food supply for the young. For the anchoveta in the Gulf this requirement is apparently satisfied by the appearance of the juveniles in the months of most abundant plankton (January to March) consequent upon the seasonal upwelling. The degree of upwelling may be an index of the size of the incoming age-group.

The approximate causes which determine the timing of a spawning season are (i) an internal reproductive rhythm, and (ii) the environmental conditions to which the cycle is adjusted; of these, temperature, salinity, and light intensity, are thought to be the most important.

The mean daily sea-surface temperature at Balboa during 1957 was 0.4°C higher than in 1956 and an examination of plankton samples showed

that 1957, the peak of anchoveta spawning was about three weeks earlier. The higher water temperatures may have caused this advance in the peak of spawning.

It has been shown in many species of fish that there is an upper and a lower critical temperature between which spawning occurs. Owing to the relative uniformity of high temperatures throughout most of the year and extending into the spawning season, an upper critical temperature limiting anchoveta spawning is probably not reached. The relatively marked drop in temperature beginning annually about January and correlated with the offshore northerly winds (Schaefer, Bishop and Howard, 1958), may reach a lower critical level; the beginning of this drop in temperature approximates to the end of anchoveta spawning. The mean daily sea-surface temperature recorded at Balboa by the Panama Canal Company, averaged over 15-day periods from July 1955 to June 1958 inclusive, and the surface salinity taken at a fixed hydrographic station (about 10 miles south-east of Taboga Island) every two weeks, are shown in Figure 40.

No data are available on threshold salinities which may inhibit anchoveta spawning. Nevertheless, the anchoveta spawns during the period of most rainfall when a lower salinity obtains (Figure 40), though this probably does not reach a limiting value. Outram (1950) observed that *Clupea pallasii*, under experimental conditions, was stimulated to spawn by water of low salinity. Ford (1928) artificially fertilized eggs of *Clupea herengus* and demonstrated that they could complete embryonic development in water of salinity from 4.8‰ to 37.8‰, it was concluded that herring could spawn in water of a wide range of salinity with a fair chance of success. These larvae did not live after the yolk sac was absorbed so that no observations were made of the influence of salinity on the later stages. According to Brandhorst (1955) the spring herring that migrate into the Kiel Canal spawn only in water of salinity greater than 5‰ and they stop spawning when water of a lower salinity enters. The salinity in the anchoveta spawning areas does not reach such low values as these and it is unlikely that the lowered salinity during the spawning season influences the spawning, fertilization, and embryonic development of the anchoveta, though it may be of physiological importance in the larval stages.

Although changing day length has been shown to affect the time of onset of spawning in some species of fish it is probably not of importance with the anchoveta in the Gulf of Panama where the day length is relatively uniform.

SPAWNING AREAS

Anchoveta eggs were abundant from mid-November till mid-December 1956 in the region between the Canal entrance and Punta Mangle (Figures

6 to 19); their spatial distribution was continuous except near Isla Chepillo. The region from the Canal entrance to Punta Chame was also surveyed during the same season (Figures 25 and 26). Anchoveta spawning was found only once, on November 29, 1956 near Isla Melones. Similar results were obtained from surveys conducted in November and December, 1955 when anchoveta eggs were sampled only on December 7, 1956, near Isla Verde.

During November and December 1957, surveys encompassing the Gulf between Punta Mala and Bahia Piñas were made to delimit the anchoveta spawning areas (Figures 27 to 33). The results of these surveys showed that the spawning area was essentially that defined the previous spawning season (Canal entrance to Punta Mangle) with an extension from Punta Mangle to Punta de Brujas where, however, only light spawning was found (Figures 30a and 30b).

Although the Bays of San Miguel and Parita support sizable anchoveta populations from April to September, and maturing and spent specimens have been sampled there (Howard and Landa, 1958), no anchoveta spawning was disclosed by surveys of these regions. They are probably repopulated by anchoveta from other regions.

The actual spawning area is a relatively narrow inshore zone; all the early-cleavage stage eggs were close inshore in less than three fathoms. Anchoveta eggs and those of certain other anchovy species were sampled in the pre-cell and one-cell stages at the positions shown in Figures 34a and 34b. Because these eggs were sampled almost immediately after spawning it can be assumed that their dispersion by tide and current was negligible, and that they were taken at the site of spawning. Subsequently, the eggs are dispersed over a more extensive area in which development takes place. On two occasions the limit of offshore dispersion of the eggs was determined; it extended about six miles at low tide (Figure 13, serial number 17, and Figure 14, serial numbers 13 and 14). Most anchovy eggs were sampled closer inshore than this, in depths of between one and five fathoms.

The inshore zone from the Canal entrance to Punta de Brujas (Figure 1) is the principal spawning area of the anchoveta. No evidence of extensive anchoveta spawning was found elsewhere in the Gulf.

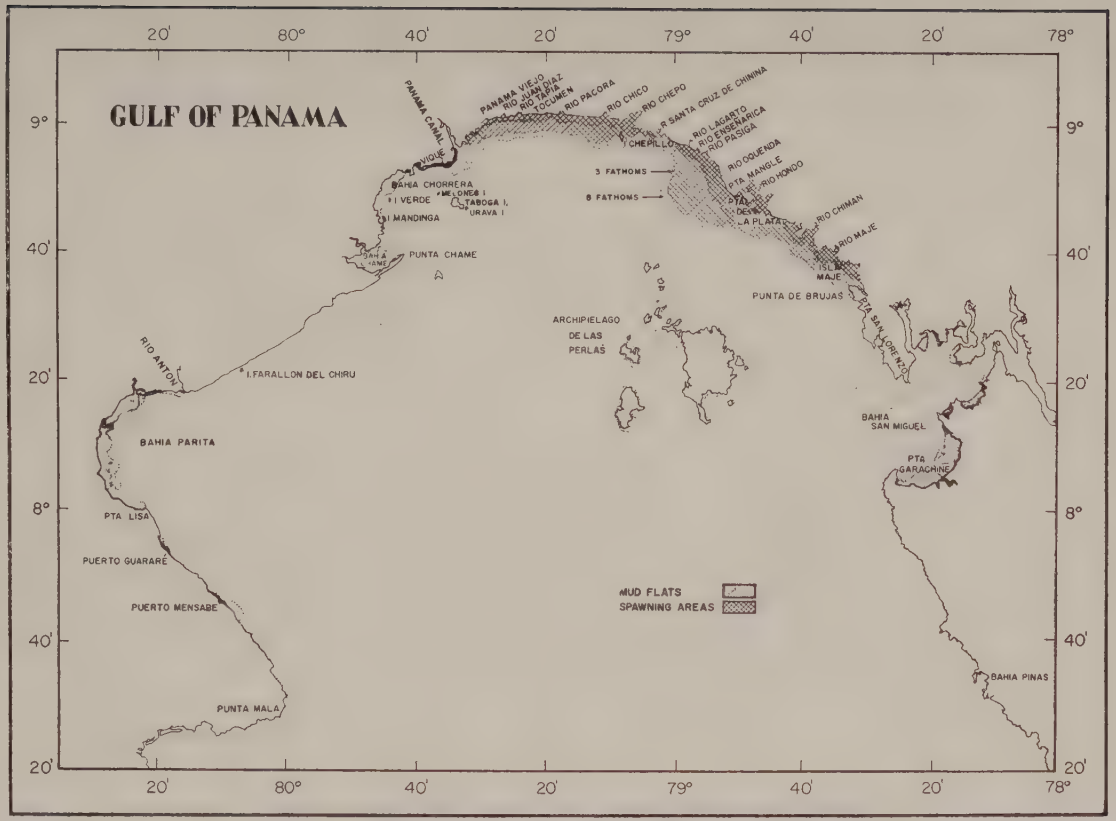

Figure 1. Map showing principal anchoveta spawning areas and localities metioned in text.
Figura 1. Mapa que muestra las principales áreas de desove de la anchoveta y las localidades mencionadas en el texto.

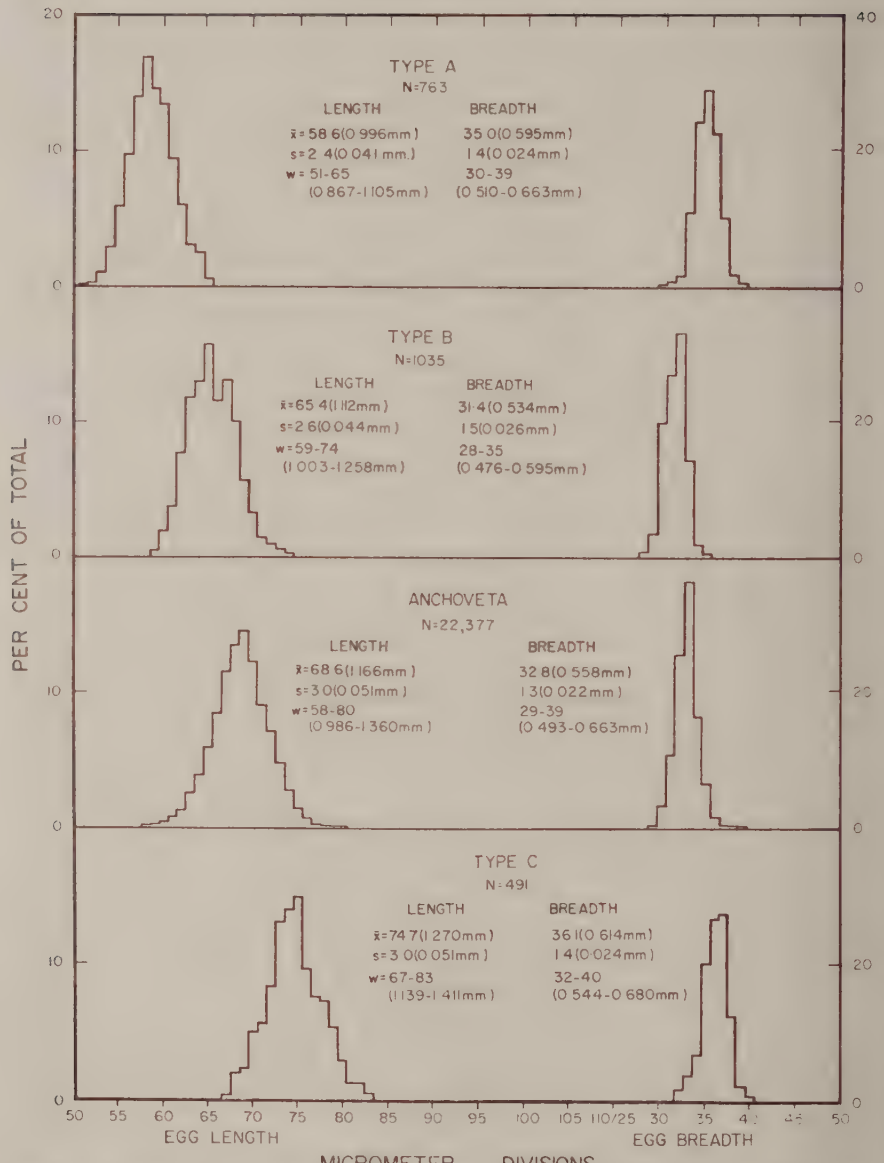

Figure 2a. Dimensions of anchovy eggs from the Gulf of Panama (one micrometer division = 0.0170 mm.). x = mean, s = one standard deviation, w = range of distribution, N = number of eggs comprising distribution.

Figura 2a. Dimensiones de los huevos de anchoas del Golfo de Panamá (una división del micrómetro = 0.0170 mm.). x = media, s = una desviación estándar, w = amplitud de distribución, N = número de huevos que comprende la distribución.

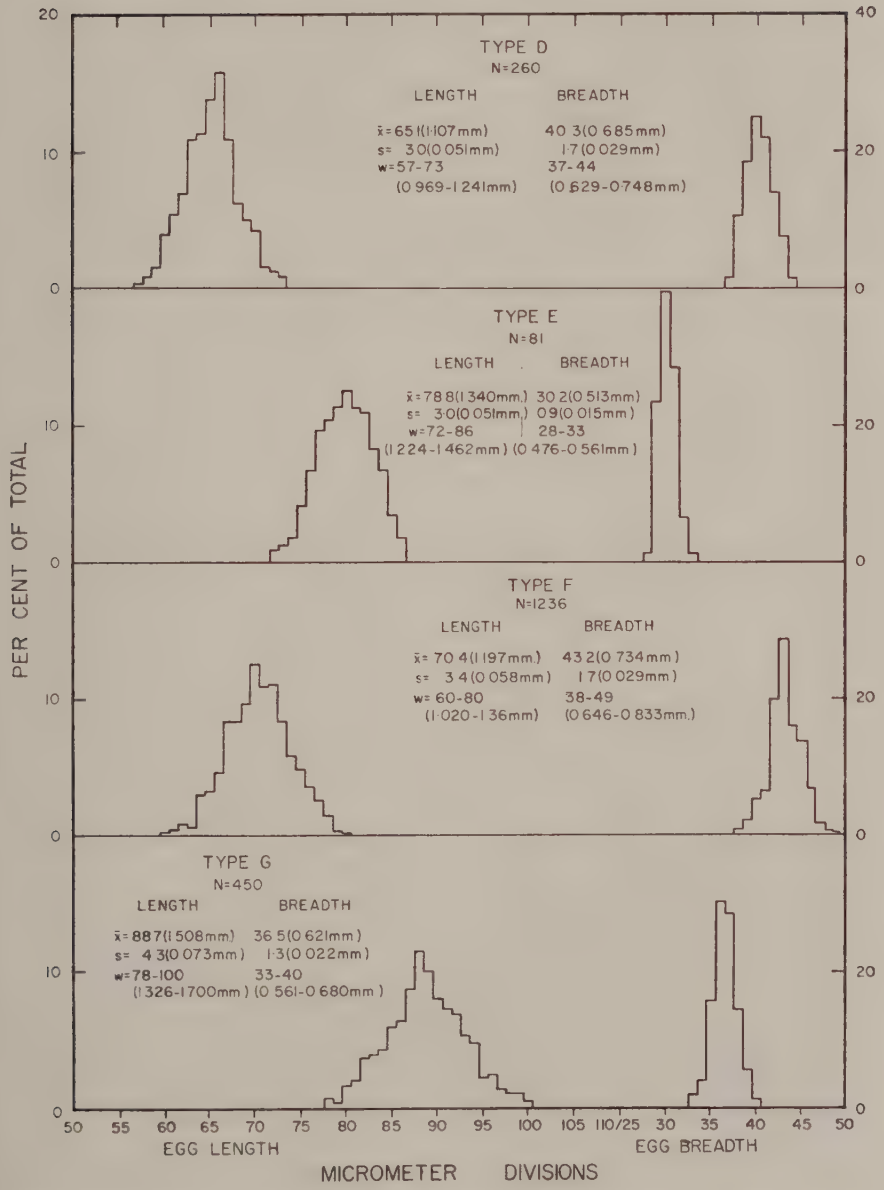

Figure 2b. Dimensions of anchovy eggs from the Gulf of Panama. Legend as in Figure 2a.

Figura 2b. Dimensiones de los huevos de anchoas del Golfo de Panamá. Leyenda como en la Figura 2a.

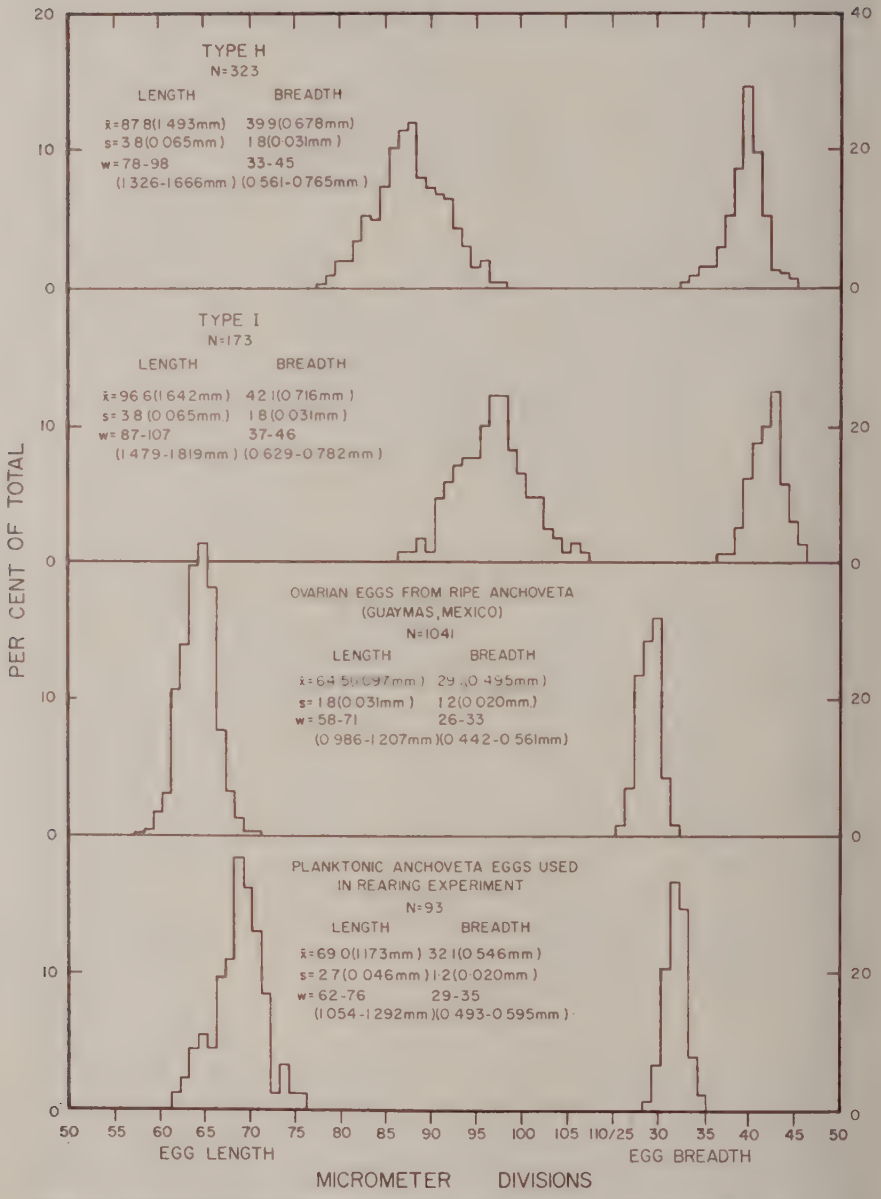

Figure 2c. Dimensions of anchovy eggs from the Gulf of Panama. Legend as in Figure 2a.

Figura 2c. Dimensiones de los huevos de anchoas del Golfo de Panamá. Leyenda como en la Figura 2a.

Figure 3a. Variety in shape and size of planktonic anchovy eggs sampled during the anchoveta spawning season (1956-57) in the Gulf Panama. Letters refer to same egg types as in Figures 2a, 2b, 2c and Table 3. (Drawings by George M. Mattson).

Figura 3a. Variación en la forma y tamaño de los huevos de anchoas muestreados durante la época de desove de la anchoveta (1956-57) en el Golfo de Panamá. Las letras indican los mismos tipos de huevos que en las Figuras 2a, 2b, 2c y en la Tabla 3. (Dibujos de George M. Mattson).

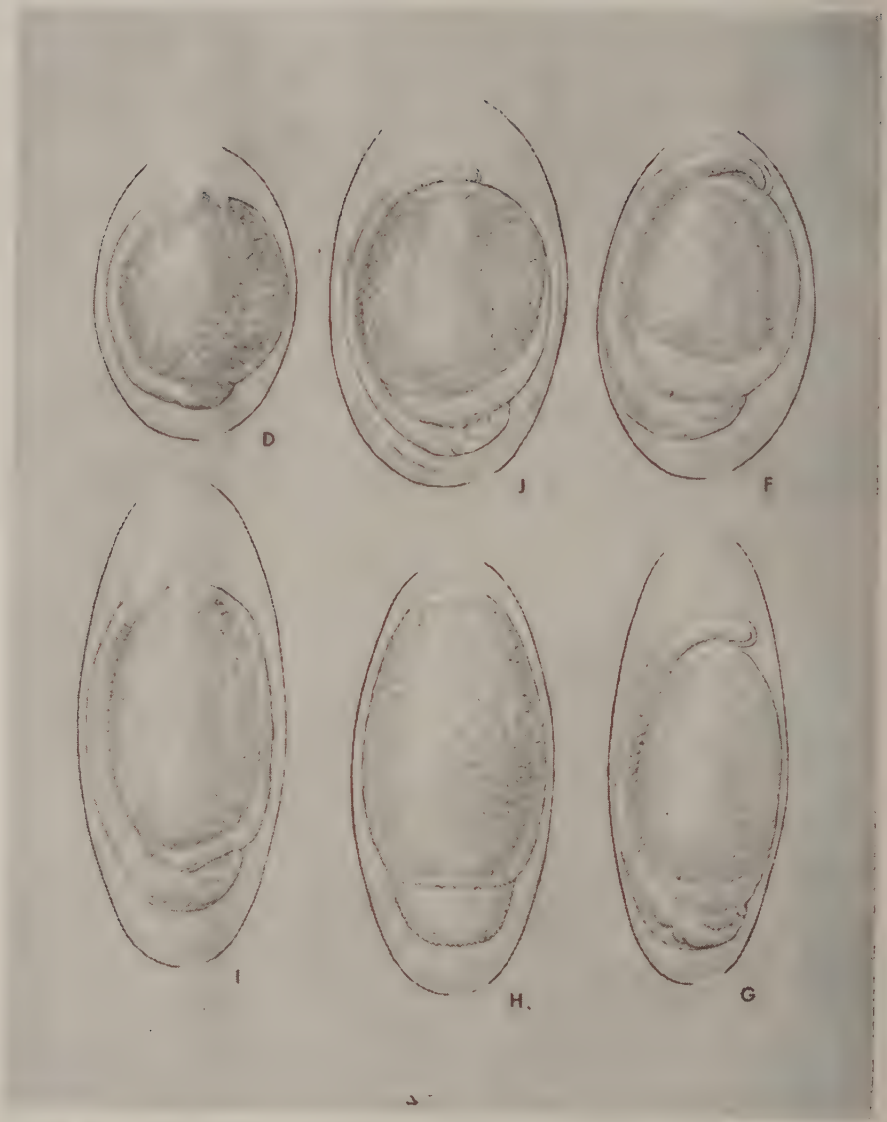

Figure 3b. Variety in shape and size of planktonic anchovy eggs sampled during the anchoveta spawning season (1956-57) in the Gulf of Panama. Legend as in Figure 3a. (Drawings by George M. Mattson).

Figura 3b. Variación en la forma y tamaño de los huevos de anchoas muestreados durante la época de desove de la anchoveta (1956-57) en el Golfo de Panamá. Leyenda como en la Figura 3a. (Dibujos de George M. Mattson).

Figure 4a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area at the head of the Gulf on October 17, 1956, between 09:30 and 15:30 hours. For orientation see Figure 1. Numbers indicate the serial order of plankton tows in this and subsequent figures.

Figura 4a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área localizada en la cabecera del Golfo de Panamá, el 17 de octubre de 1956, de las 09:30 a las 15:30 horas. Para mejor orientación ver la Figura 1. En esta figura y en las siguientes, los números indican el orden en que se efectuaron los arrastres plantónicos.

Figure 4b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 4a. Circles connected by line indicate percentage of anchoveta eggs in each sample and bar diagram shows the total number of anchovy eggs of all species per linear mile of sea surface in this and following charts.

Figura 4b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 4a. En esta figura y en las siguientes, los círculos conectados por una línea indican los porcentajes de los huevos de anchoveta en cada captura y los histogramas indican el número total de huevos de anchoas de todas las especies por milla lineal de mar muestreado.

Figure 5a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on October 18,1956, between 00:00 and 02:15 hours, serial numbers 1-6, and between 07:30 and 17:00 hours, serial numbers 7-22.

Figura 5a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área localizada en el Golfo, el 18 de octubre de 1956, de las 00:00 a las 02.15 horas en los números 1 al 6, y de las 07:30 a las 17:00 horas en los números 7 al 22.

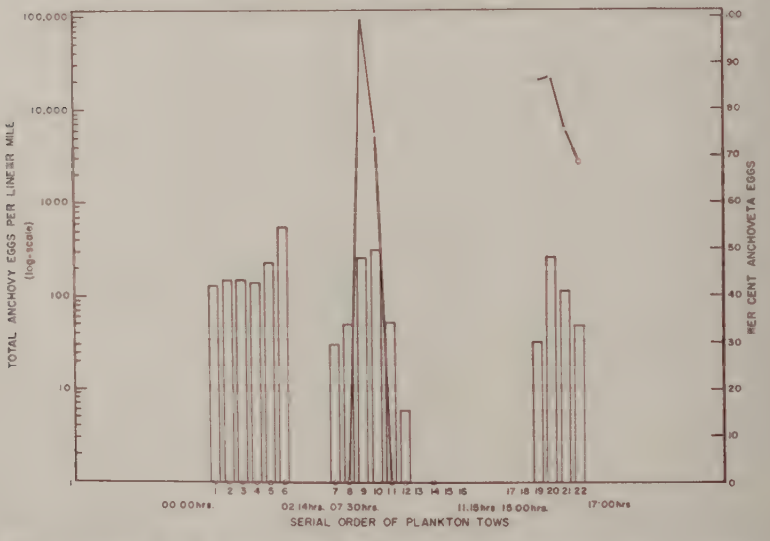

Figure 5b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 5a.

Figura 5b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 5a.

Figure 6a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area at the head of the Gulf on November 14, 1956, between 08:00 and 20:45 hours.

Figura 6a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área situada en la cabecera del Golfo, el 14 de noviembre de 1956, de las 08:00 a las 20:45 horas.

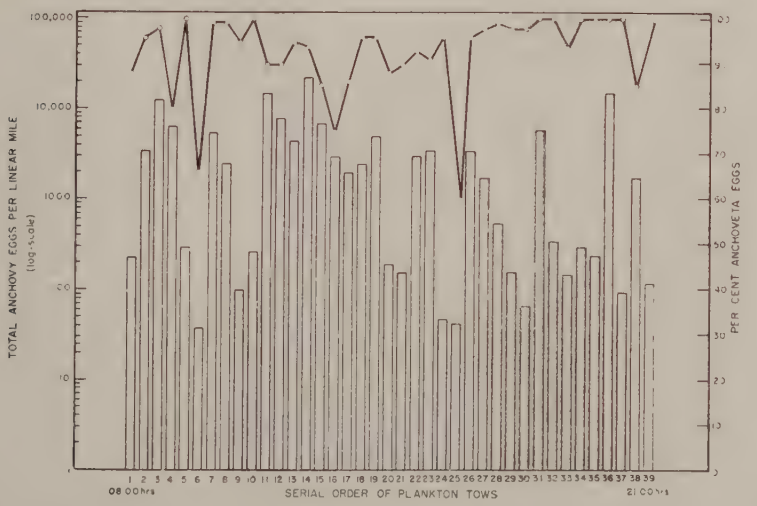

Figure 6b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 6a.

Figura 6b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 6a.

Figure 7a.—Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 15, 1956, between 10.30 and 16:30 hours.

Figura 7a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 15 de noviembre de 1956, de las 10:30 a las 16:30 horas.

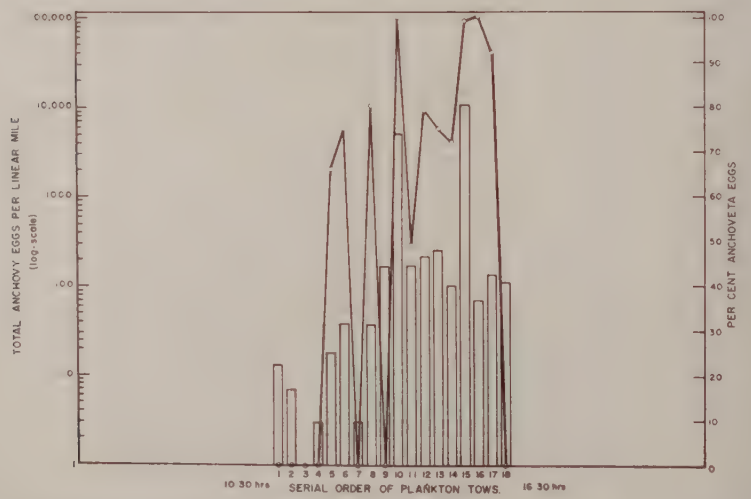

Figure 7b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 7a.

Figura 7b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 7a.

Figure 8a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 15-16, 1956, between 22:00 and 08:30 hours.

Figura 8a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, los días 15 y 16 de noviembre de 1956, de las 22:00 a las 08:30 horas.

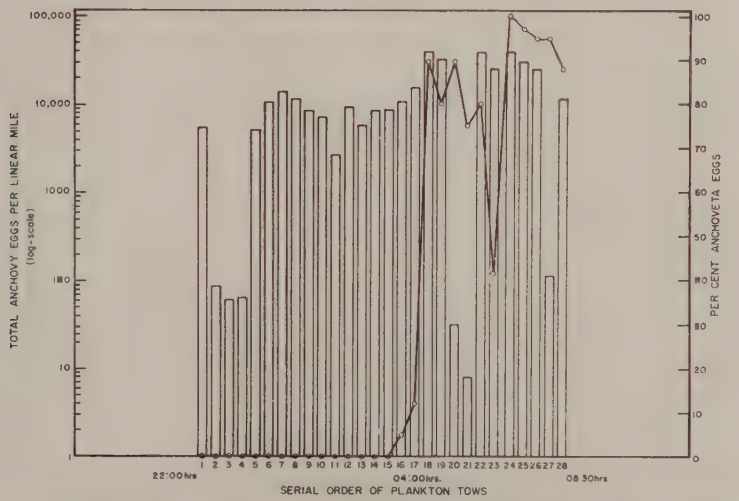

Figure 8b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 8a. Sample number 15 shows time at which daily spawning commences.

Figura 8b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 8a. La muestra número 15 indica la hora en que comienza el desove diario.

Figure 9a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 21, 1956, between 11:00 and 18:00 hours.

Figura 9a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 21 de noviembre de 1956, de las 11:00 a las 18:00 horas.

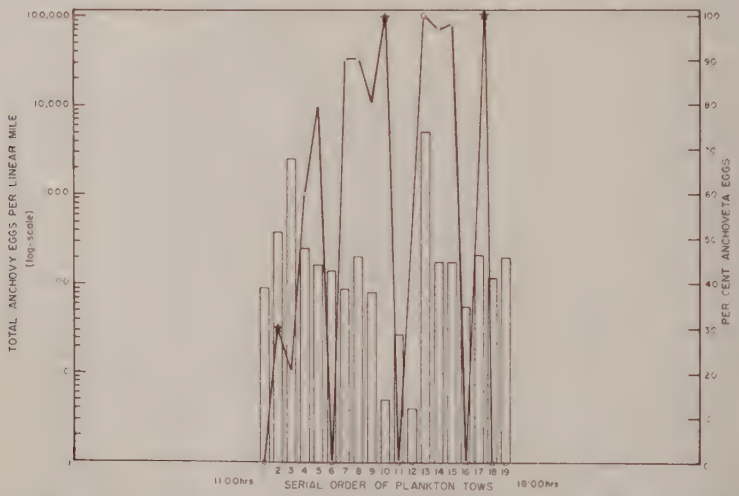

Figure 9b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 9a. Stars indicate samples containning egg type B.

Figura 9b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 9a. Las estrellas indican las muestras que contienen huevos del tipo B.

Río Chico
Río Chabo
Río Soto la Marina
Río Guayalejo
Río Tamesí
Río Pánuco
Río la Maestra
Río Hondo
Río Oquendo
Río Mezquital
Río Tampaón
Río Tamuín
Río Moctezuma
Río Tempoal
Río Cazones
Río Tuxpan
Río Nautla
Río Actopan
Río la Antigua
Río Jamapa
Río Papaloapan
Río Coatzacoalcos
Río Tonalá
Río Grijalva
Río Usumacinta
Río Champotón
Río Hondo
Río Candelaria
Río Mamantel
Río Palizada
Río Chumpán
Río Tulijá
Río Chacamax
Río Lacantún
Río Jataté
Río Salinas
Río Pasión
Río Usumacinta
Río Chixoy
Río Negro
Río Motagua
Río Polochic
Río Dulce
Río Sarstún
Río Belize
Río Hondo
Río Azul
Río Escondido
Río Grande
Río Patuca
Río Coco
Río Wanks
Río Prinzapolka
Río Grande
Río Escondido
Río Matagalpa
Río Tipitapa
Río Coco
Río Negro
Río Sapoá
Río Frío
Río Tempisque
Río Bebedero
Río Grande de Tárcoles
Río Parrita
Río Térraba
Río Coto
Río Sierpe
Río Diquís
Río Chiriquí Viejo
Río Chiriquí
Río Tabasará
Río Santa María
Río Bayano
Río Chepo
Río Tuira
Río Chucunaque
Río Sambú
Río Atrato
Río Sinú
Río Magdalena
Río Cauca
Río Ranchería
Río Limón
Río Motatán
Río Escalante
Río Chama
Río Tocuyo
Río Yaracuy
Río Unare
Río Neverí
Río Manzanares
Río Tuy
Río Aragua
Río Orinoco
Río Caroní
Río Caura
Río Paragua
Río Caroní
Río Caura
Río Paragua
Río Caroní
Río Caura
Río Paragua

Figure 11a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 22, 1956, between 14:00 and 21:00 hours.

Figura 11a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 22 de noviembre de 1956, de las 14:00 a las 21:00 horas.

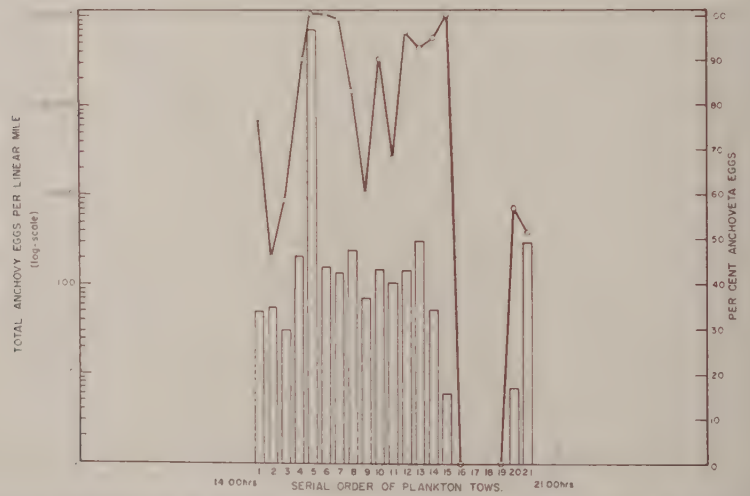

Figure 11b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 11a.

Figura 11b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 11a.

Figure 12a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 25-26, 1956, between 20:30 and 09:00 hours.

Figura 12a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, los días 25 y 26 de noviembre de 1956, de las 20:30 a las 09:00 horas.

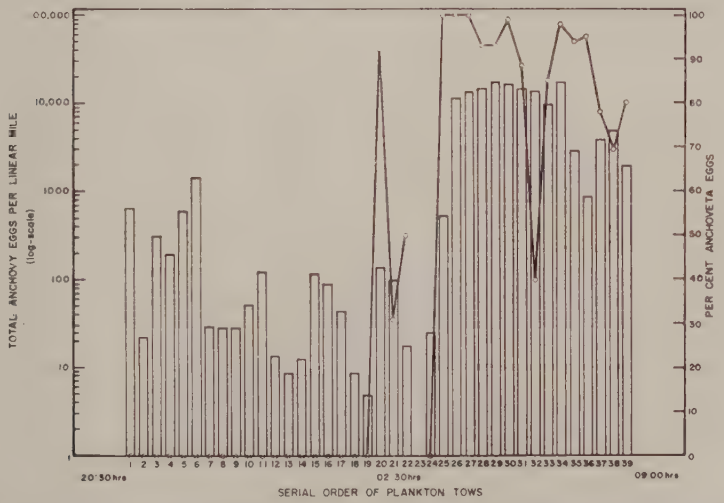

Figure 12b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 12a. Sample number 19 shows the time at which daily spawning commences.

Figura 12b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 12a. La muestra número 19 indica la hora en que comienza el desove diario.

Figure 13a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on November 30, 1956, between 00:00 and 06:00 hours.

Figura 13a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 30 de noviembre de 1956, de las 00:00 a las 06:00 horas.

Figure 13b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 13a. Sample number 10 shows time at which daily spawning commences.

Figura 13b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 13a. La muestra número 10 indica la hora en que comienza el desove diario.

Figure 14a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 5, 1956, between 06:45 and 15:00 hours.

Figura 14a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 5 de diciembre de 1956, de las 06:45 a las 15:00 horas.

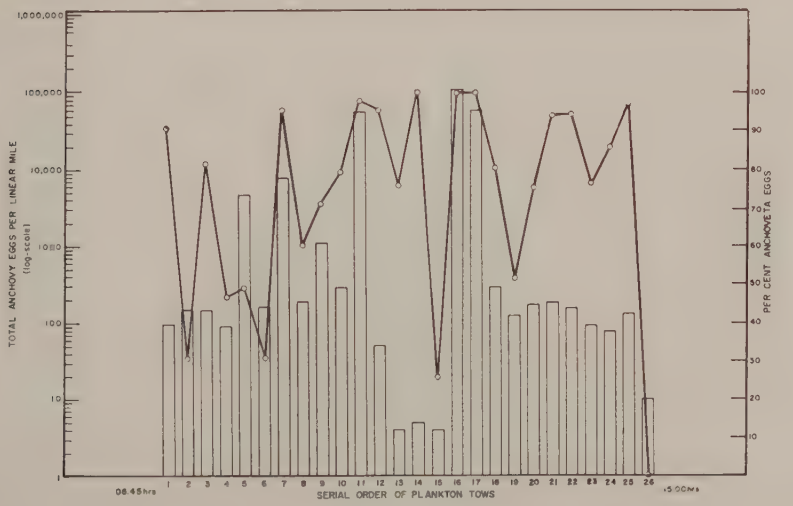

Figure 14b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 14a.

Figura 14b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 14a.

Figure 15a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 6, 1956, between 07:30 and 14:00 hours.

Figura 15a. Distribución espacial y abundancade los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 6 de diciembre de 1956, de las 07:30 a las 14:00 horas.

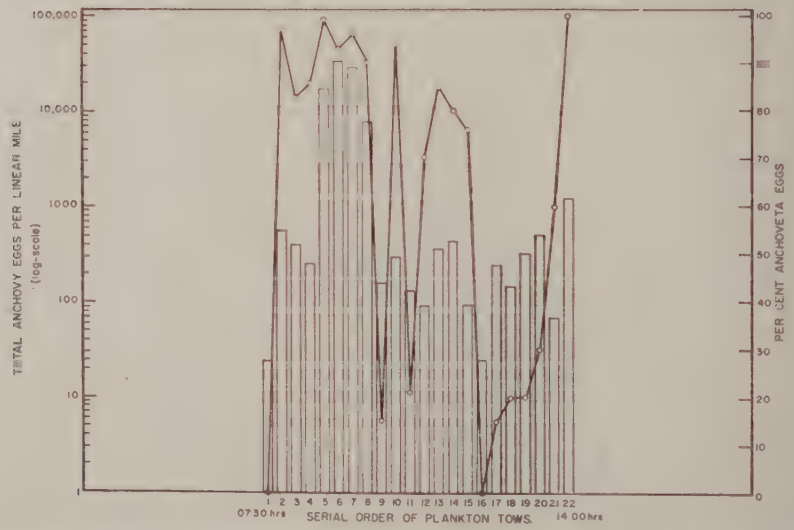

Figure 15b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 15a.

Figura 15b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 15a.

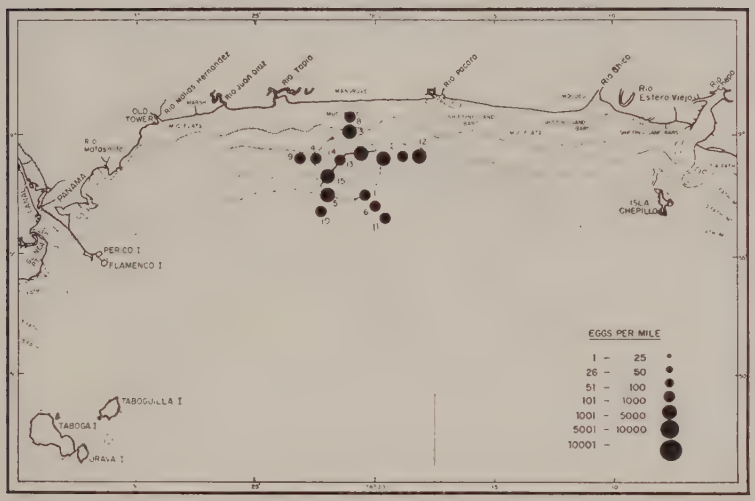

Figure 16a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 7, 1956, between 00:00 and 04:30 hours. Dotted line indicates circular sampling pattern.

Figura 16a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 7 de diciembre de 1956, de las 00:00 a las 04:30 horas. Las líneas punteadas indican que el muestreo se hizo en círculos.

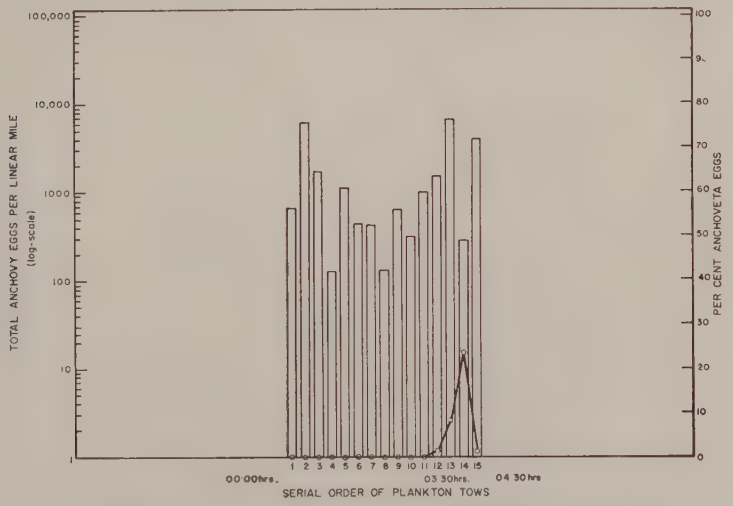

Figure 16b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 16a. Sample number 12 shows time at which daily spawning commences.

Figura 16b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 16a. La muestra número 12 indica la hora en que comienza el desove diario.

Figure 17a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a Survey conducted in a selected area of the Gulf on December 13, 1956, between 06:00 and 16:00 hours. This survey represents the anchovy egg density at the peak of the anchoveta spawning season.

Figura 17a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 13 de diciembre de 1956, de las 06:00 a las 16:00 horas. Este viaje representa la densidad de los huevos de anchoas en el clímax de la temporada de desove de la anchoveta.

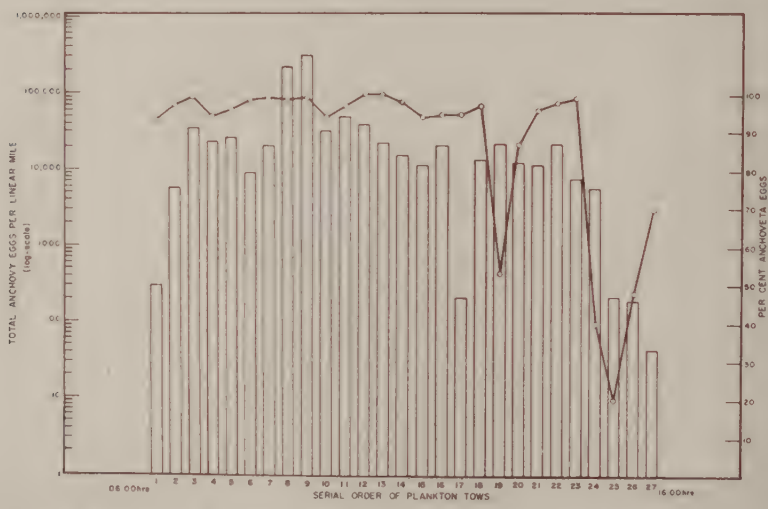

Figure 17b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 17a.

Figura 17b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 17a.

Figure 18a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 14, 1956, between 08:00 and 15:00 hours.

Figura 18a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 14 de diciembre de 1956, de las 08:00 a las 15:00 horas.

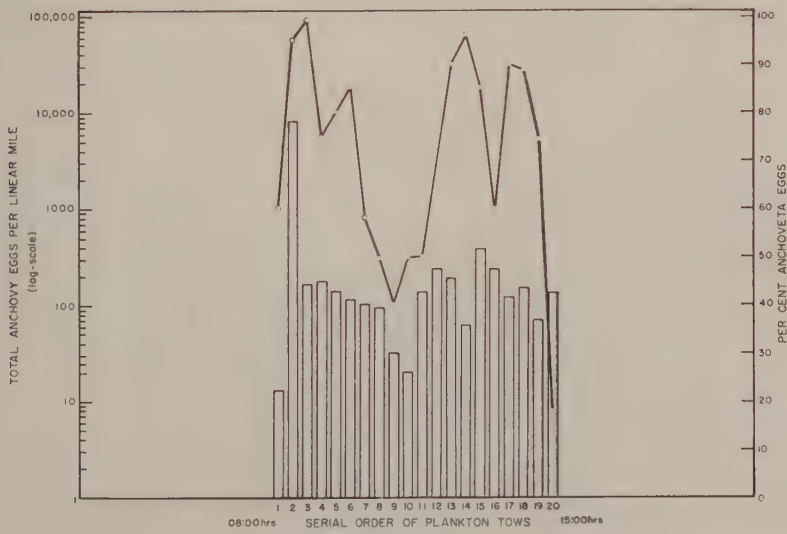

Figure 18b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 18a.

Figura 18b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 18a.

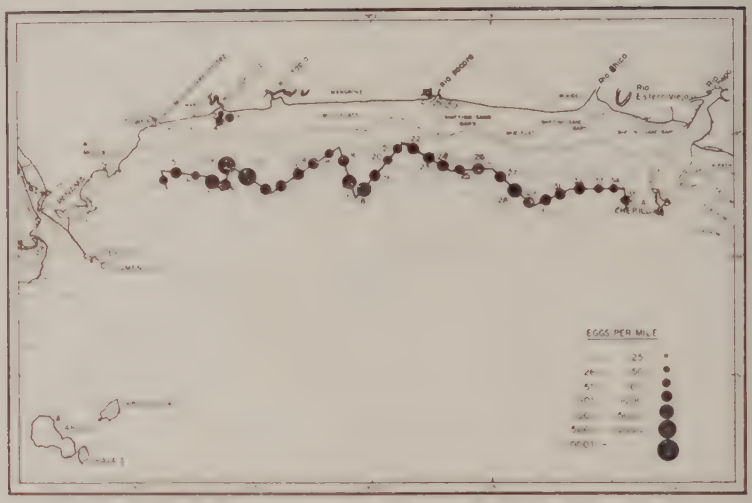

Figure 19a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 19, 1956, between 06:45 and 16:15 hours.

Figura 19a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 19 de diciembre de 1956, de las 06:45 a las 16:15 horas.

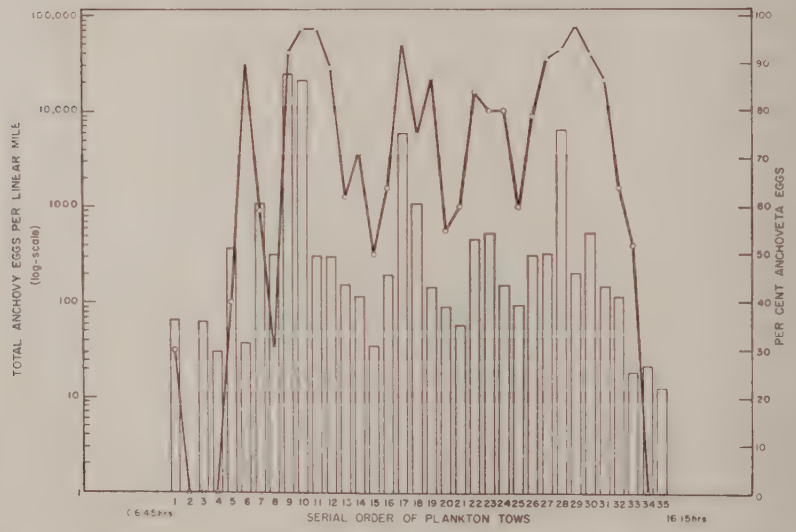

Figure 19b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 19a.

Figura 19b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 19a.

Figure 20a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on December 19-20, 1956, between 22:30 and 04:00 hours.

Figura 20a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, los días 19 y 20 de diciembre de 1956, de las 22:30 a las 04:00 horas.

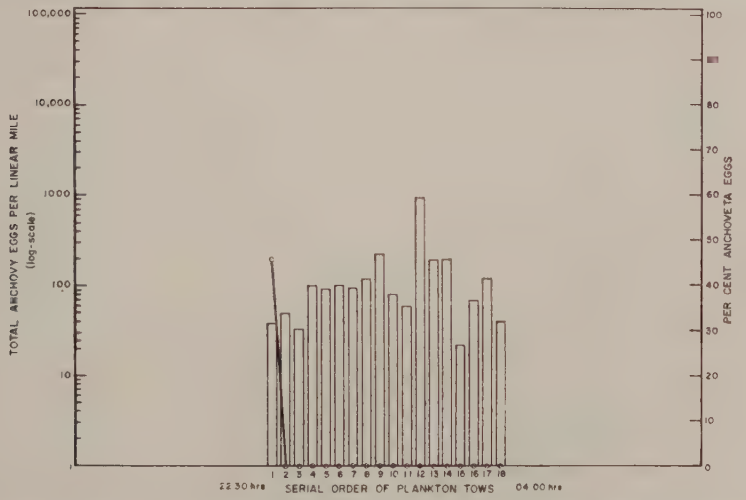

Figure 20b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 20a. Sample number 2 was the last in which late stage anchoveta eggs were sampled and approximates to the time of hatching.

Figura 20b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 20a. La muestra número 2 es la última en la que se observan los estados finales del desarrollo del huevo de la anchoveta que se aproxima ya al tiempo de la eclosión.

Figure 21a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on January 4, 1957, between 06:30 and 19:30 hours.

Figura 21a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 4 de enero de 1957, de las 06:30 a las 19:30 horas.

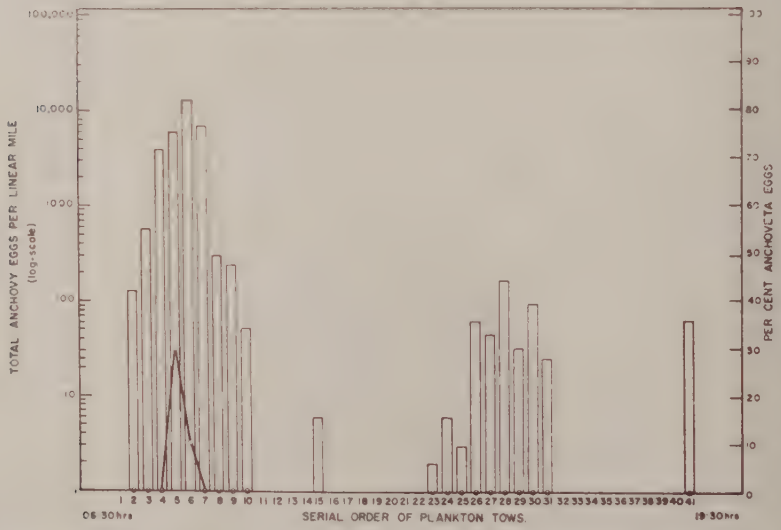

Figure 21b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 21a.

Figura 21b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 21a.

Figure 22a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on January 8, 1957, between 10:00 and 15:30 hours.

Figura 22a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 8 de enero de 1957, de las 10:00 a las 15:30 horas.

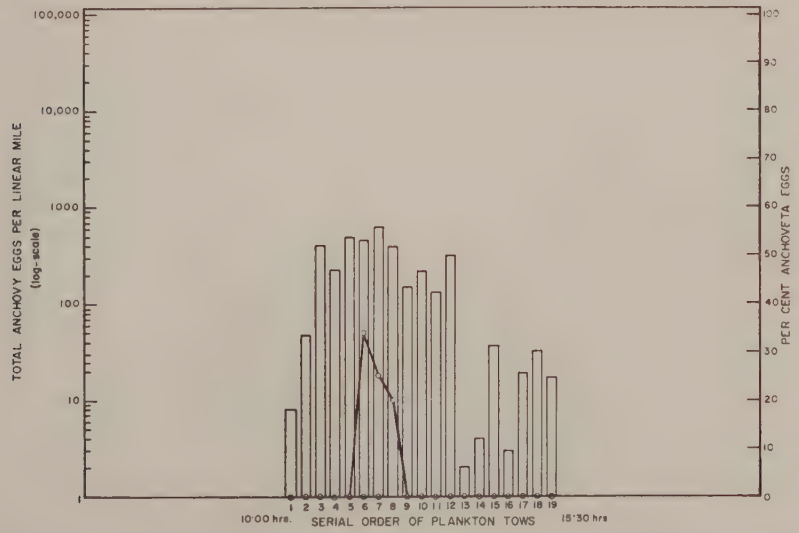

Figure 22b. Abundance of anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 22a.

Figura 22b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 22a.

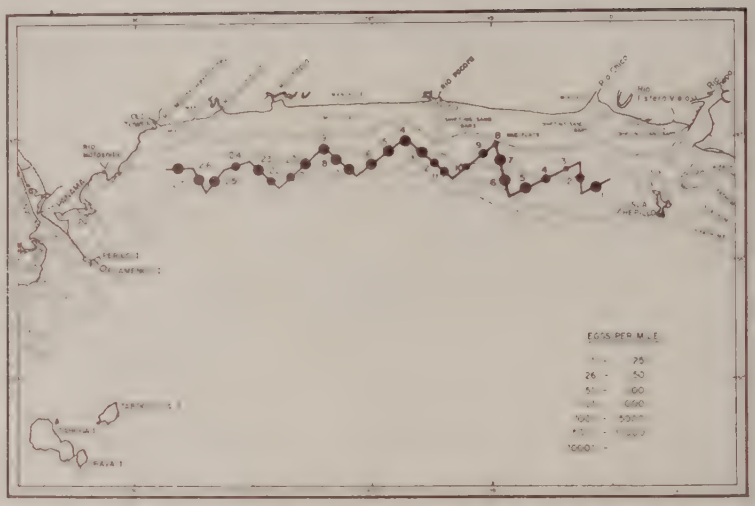

Figure 23a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on January 9, 1957, between 06:30 and 14:30 hours.

Figura 23a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 9 de enero de 1957, de las 06:30 a las 14:30 horas.

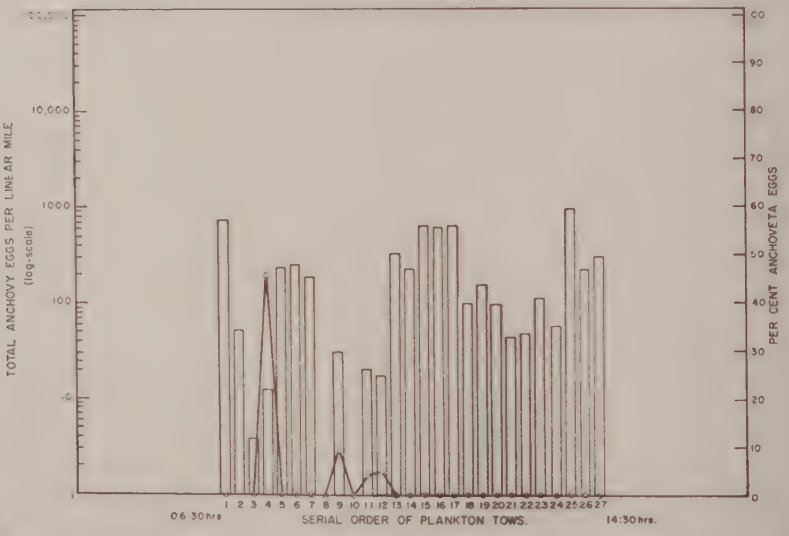

Figure 23b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 23a.

Figura 23b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 23a.

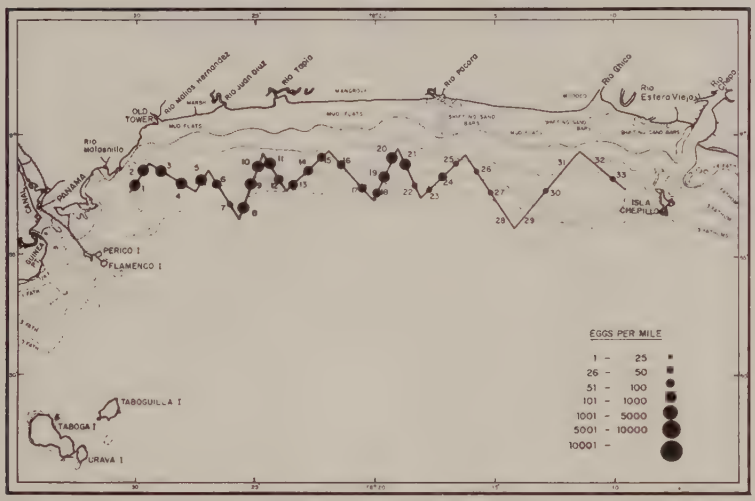

Figure 24a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted in a selected area of the Gulf on January 24, 1957, between 06:30 and 17:30 hours.

Figura 24a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado en un área del Golfo, el 24 de enero de 1957, de las 06:30 a las 17:30 horas.

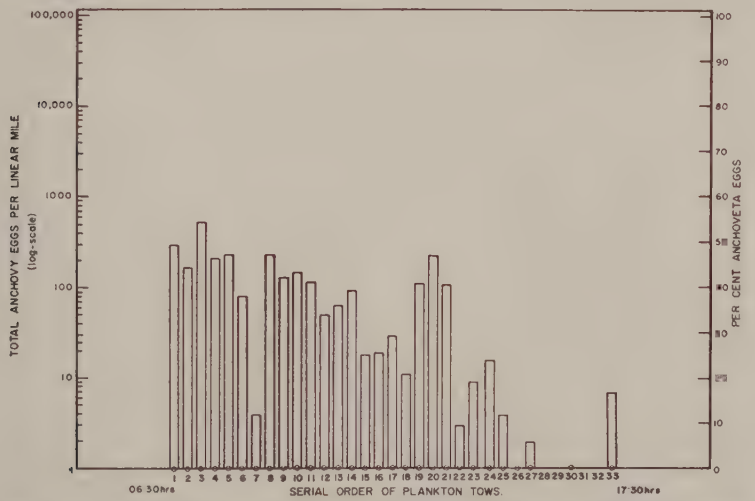

Figure 24b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 24a. No anchoveta eggs were taken in this survey which marked the end of the anchoveta spawning season.

Figura 24b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 24a. En este viaje no se obtuvieron huevos de anchoveta, lo que marca el final de la temporada de desove de esta especie.

Figure 25. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on October 25, 1956, between 07:45 and 16:30 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 25. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 25 de octubre de 1956, de las 07:45 a las 16:30 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

Figure 26. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 30, 1956, between 07:30 and 12:30 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 26. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efestuado el 30 de noviembre de 1956, de las 07:30 a las 12:30 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

Figure 27. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 13, 1957, between 05:45 and 18:10 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 27. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 13 de noviembre de 1957, de las 05:45 a las 18:10 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

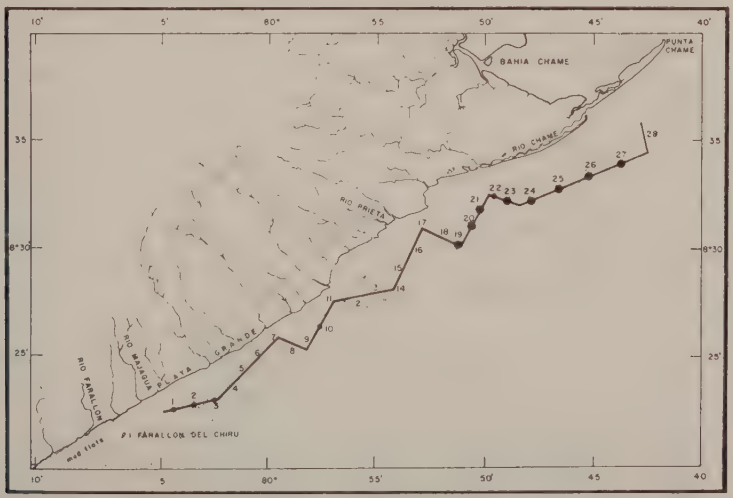

Figure 28. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 14, 1957, between 06:45 and 14:45 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 28. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 14 de noviembre de 1957, de las 06:45 a las 14:45 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

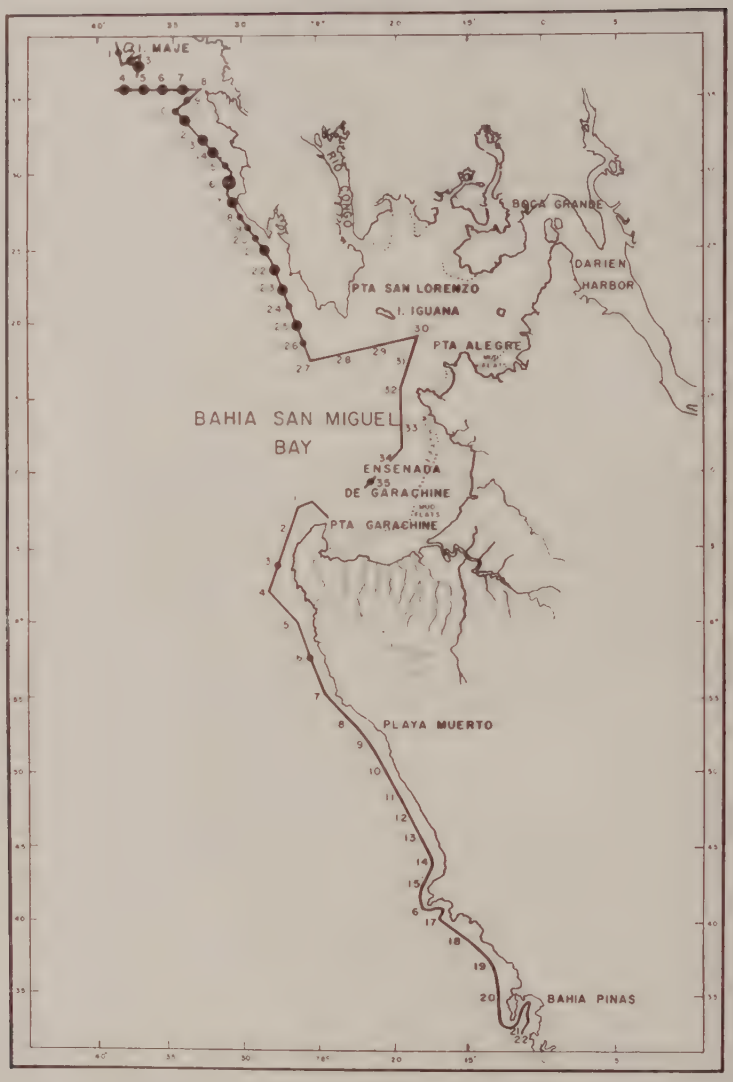

Figure 29. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 20, 1957, between 05:30 and 18:00 hours (serial numbers 1 to 35). Anchoveta eggs were present in samples 3, 4, 5 and 6. The survey, serial numbers 1 to 22, was conducted on November 21, 1957, between 06:15 and 17:30 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 29. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 20 de noviembre de 1957, de las 05:30 horas (correspondientes a los números 1 al 35). Se encontraron huevos de anchoveta en las muestras 3, 4, 5 y 6. Se continuó el viaje el 21 de noviembre de 1957 (números 1 al 22) de las 06:15 a las 17:30 horas y no se encontraron huevos de anchoveta.

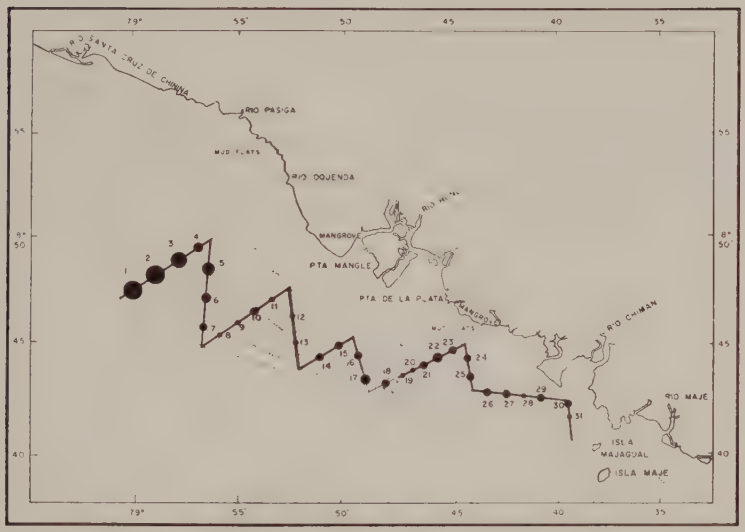

Figure 30a. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 26, 1957, between 08:50 and 17:00 hours.

Figura 30a. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 26 de noviembre de 1957, de las 08:50 a las 17:00 horas.

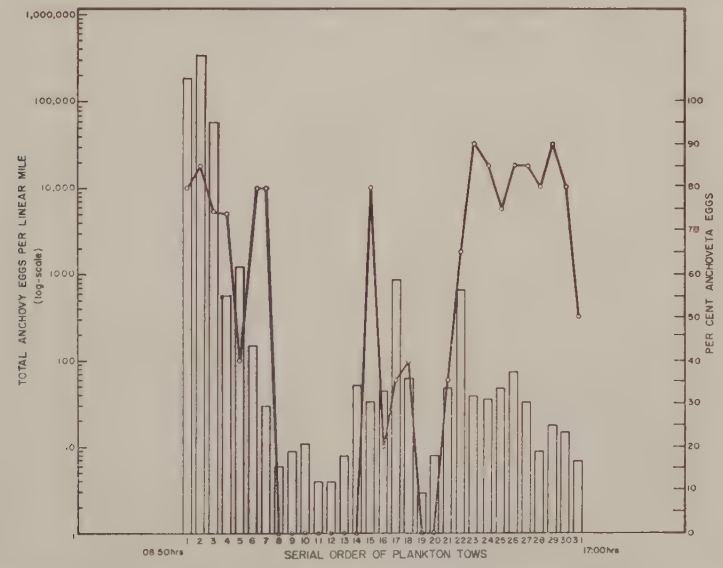

Figure 30b. Abundance of all anchovy eggs, and percentage of anchoveta eggs, in samples taken during survey shown in Figure 30a.

Figura 30b. Abundancia de los huevos de anchoas y porcentaje de los huevos de anchoveta en las muestras obtenidas durante el viaje detallado en la Figura 30a.

Figure 31. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 29, 1957, between 06:00 and 18:00 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 31. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 29 de noviembre de 1957, de las 06:00 a las 18:00 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

Figure 32. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on November 30, 1957, between 06:00 and 19:00 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 32. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 30 de noviembre de 1957, de las 06:00 a las 19:00 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

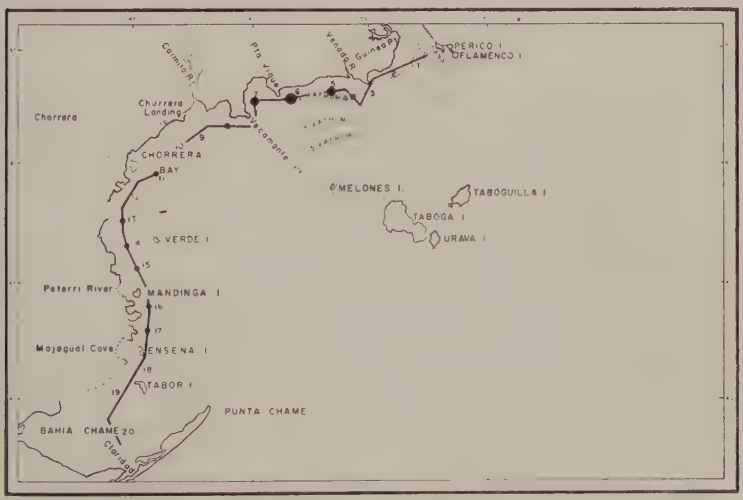

Figure 33. Spatial distribution and abundance of anchovy eggs of all species taken during a survey conducted on December 12, 1957, between 07:30 and 12:40 hours. No anchoveta eggs were sampled.

Figura 33. Distribución espacial y abundancia de los huevos de anchoas obtenidos durante el viaje efectuado el 12 de diciembre de 1957, de las 07:30 a las 12:40 horas. No se obtuvieron huevos de anchoveta.

Figure 34a. Positions at which one-cell-stage eggs of anchoveta were sampled in a selected area of the Gulf.

Figura 34a. Localidades del Golfo en las que se muestrearon huevos de anchoveta en estado de una célula.

Figure 34b. Positions at which one-cell-stage eggs of anchovy species other than anchoveta were sampled in a selected area of the Gulf.

Figura 34b. Localidades del Golfo en las que se muestrearon huevos de otras especias de anchoas en estado de una célula diferentes a los de la anchoveta.

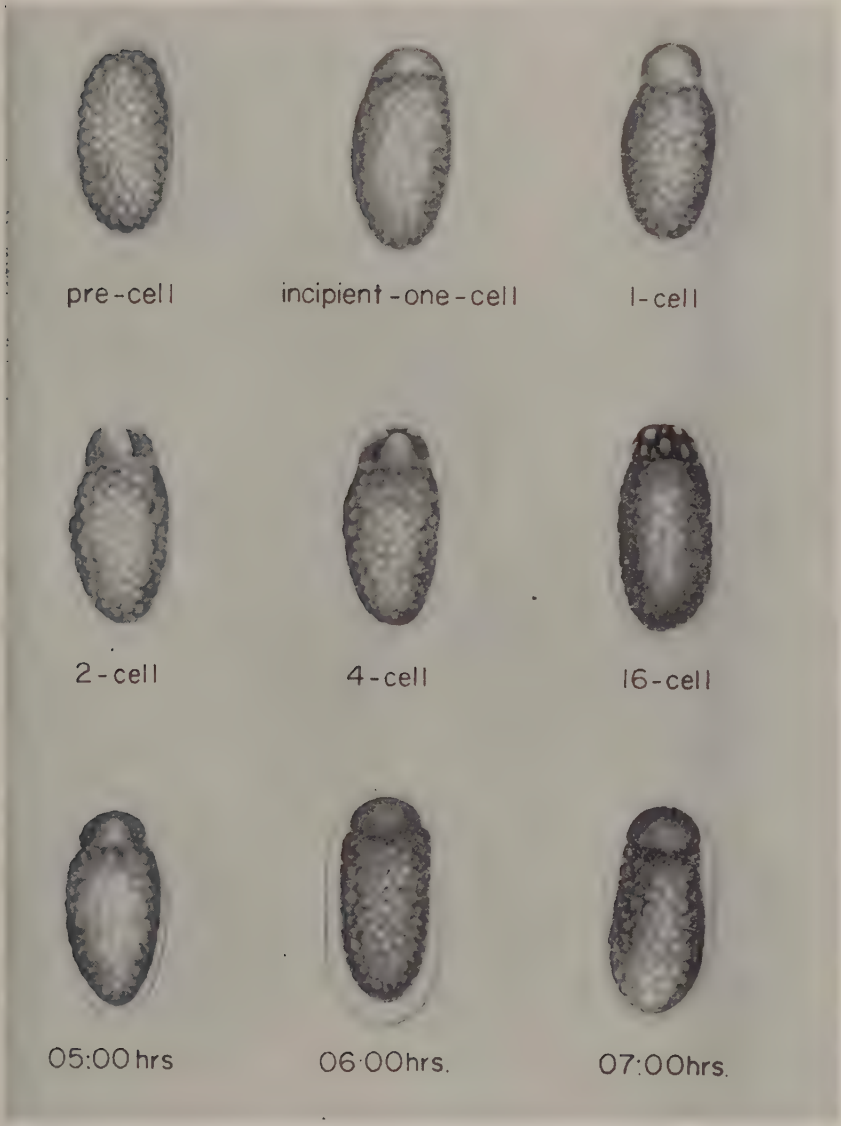

Figure 35a. Development of planktonic anchoveta eggs at hourly intervals from fertilization to hatching. Pre-cell to 16-cell stages are found in plankton between 01:30 and 04:30 hours. Drawn from eggs preserved in buffered four per cent formalin. (Drawings by Lorraine Sund).

Figura 35a. Desarrollo del huevo planctónico de la anchoveta a intervalos de una hora, desde la fertilización hasta la eclosión. Todos los estados, desde el huevo sin segmentar hasta el huevo con 16 células, son encontrados en el plancton de la 01:30 a las 04:30 horas. Los dibujos se hicieron tomando como muestra huevos preservados en una solución de formalina "buffer" al 4 por ciento. (Dibujos de Lorraine Sund).

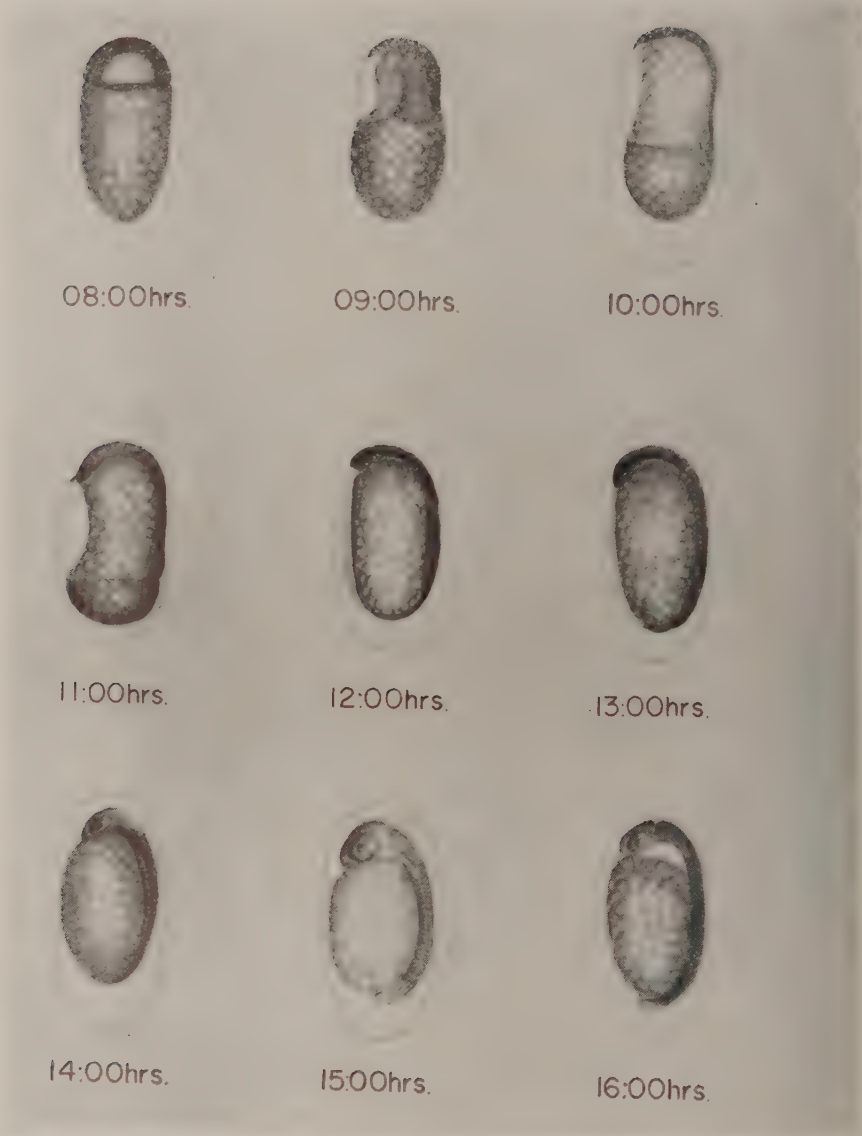

Figure 35b. Development of planktonic anchoveta eggs at hourly intervals from fertilization to hatching. (Drawings by Lorraine Sund).

Figura 35b. Desarrollo del huevo planctónico de la anchoveta a intervalos de una hora, desde la fertilización hasta la eclosión. (Dibujos de Lorraine Sund).

Figure 35c. **Development of planktonic anchoveta eggs at hourly intervals from fertilization to hatching.** (Drawings by Lorraine Sund).

Figura 35c. **Desarrollo del huevo planctónico de la anchoveta a intervalos de una hora, desde la fertilización hasta la eclosión.** (Dibujos de Lorraine Sund).

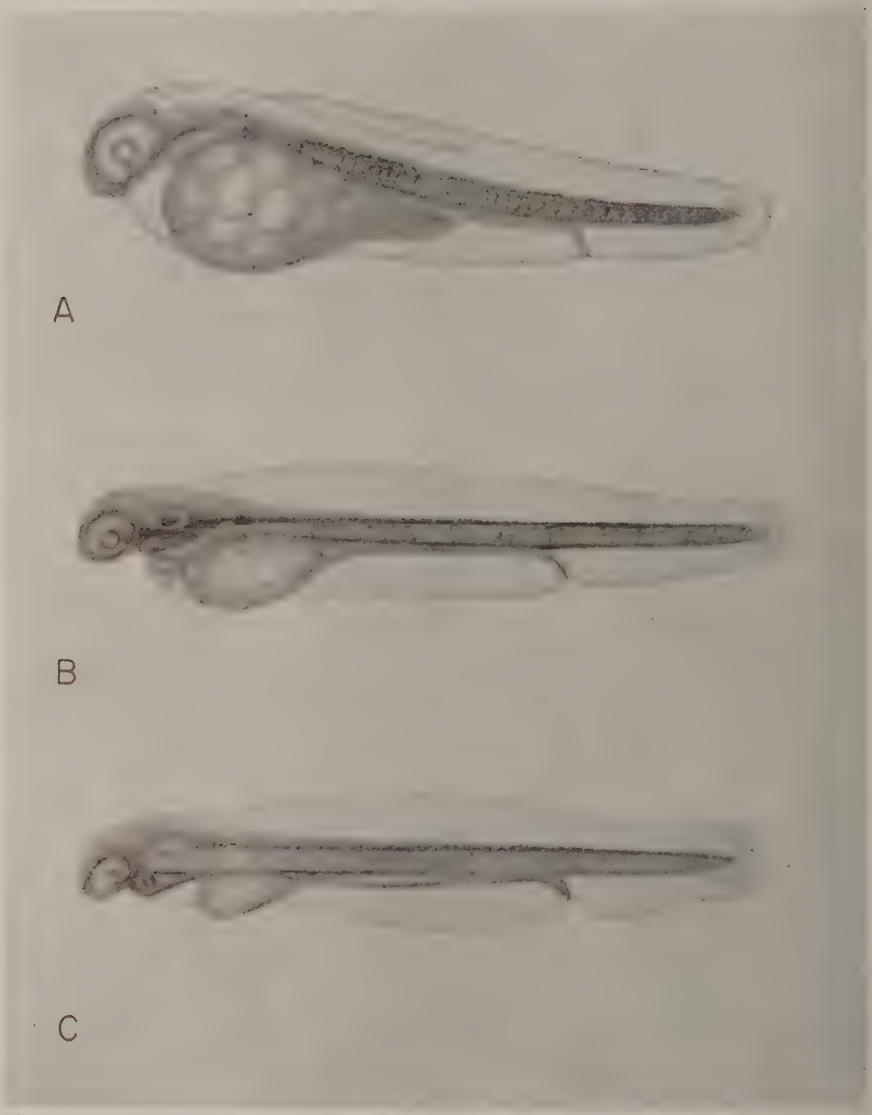

Figure 36a. Anchoveta (development from) larvae reared in the laboratory. (Drawings by Lorraine Sund).

A. At hatching (mean total length = 1.99 mm.)
B. At 12 hours (mean total length = 2.69 mm.)
C. At 18 hours (mean total length = 2.74 mm.)

Figura 36a. Desarrollo de la larva de la anchoveta obtenida en el laboratorio. (Dibujos de Lorraine Sund).

A. En la eclosión (longitud total promedio = 1.99 mm.)
B. A las 12 horas (longitud total promedio = 2.69 mm.)
C. A las 18 horas (longitud total promedio = 2.74 mm.)

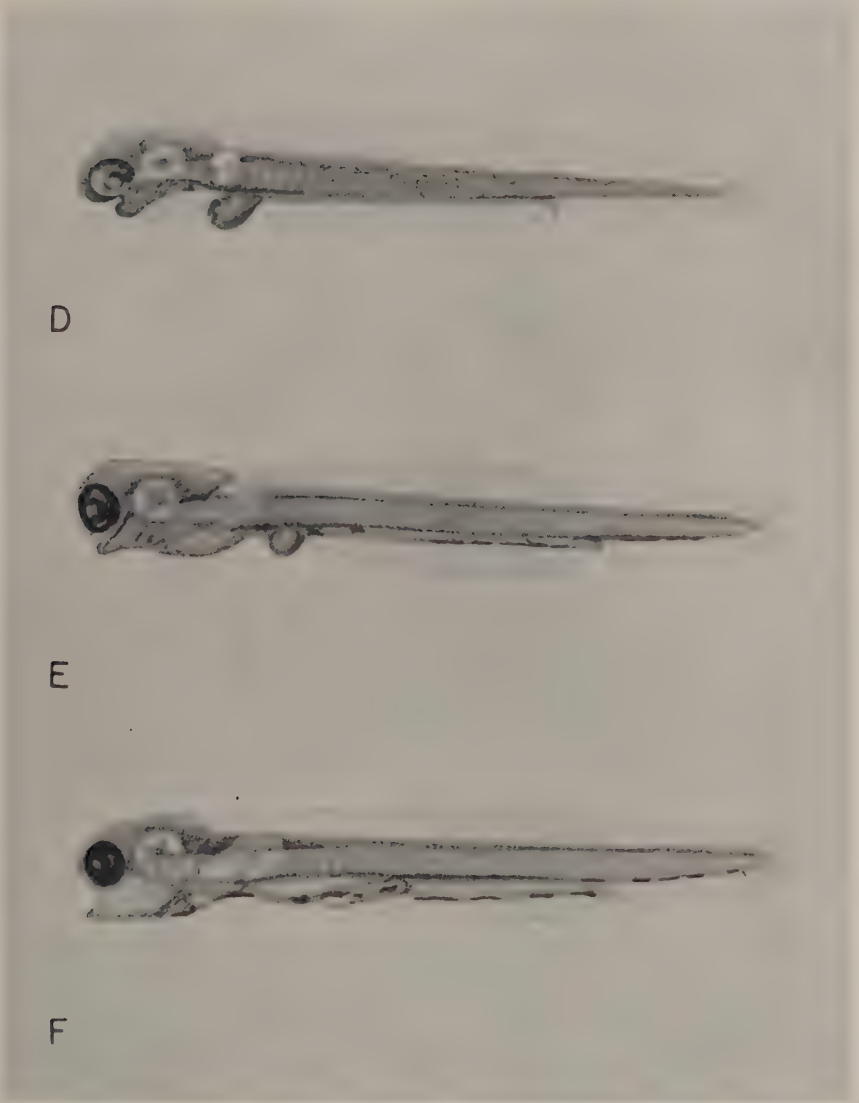

Figure 36b. Anchoveta (development from) larvae reared in the laboratory.
(Drawings by Lorraine Sund).
D. At 24 hours (mean total length = 2.81 mm.)
E. At 36 hours (mean total length = 2.81 mm.)
F. At 48 hours (mean total length = 2.79 mm.)

Figura 36b. Desarrollo de la larva de la anchoveta obtenida en el laboratorio.
(Dibujos de Lorraine Sund).
D. A las 24 horas (longitud total promedio = 2.81 mm.)
E. A las 36 horas (longitud total promedio = 2.81 mm.)
F. A las 48 horas (longitud total promedio = 2.79 mm.)

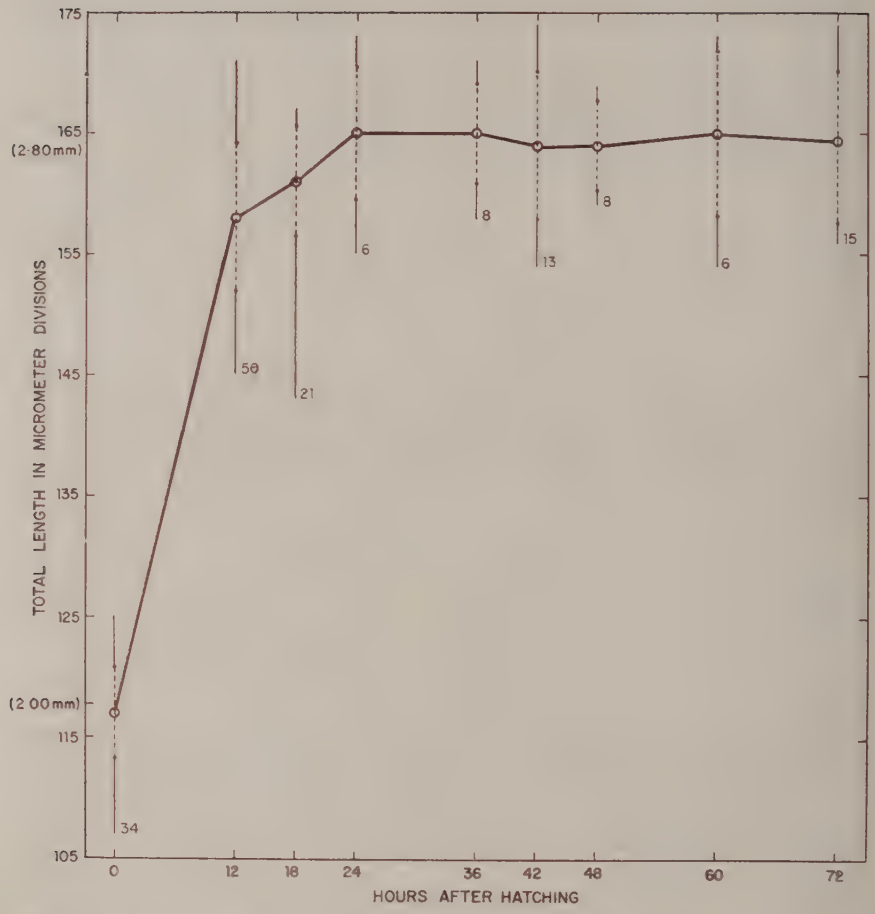

Figure 37. Growth of artificially hatched anchoveta larvae at a mean temperature of 25.7°C. The heavy line is drawn through the mean of each sample. Dotted vertical lines indicate one standard deviation, and the range is shown by the solid line continuation, at the bottom of which is the number in each sample. (1 micrometer division = 0.0170 mm.).

Figura 37. Crecimiento de la larva de la anchoveta obtenida artificialmente a temperaturas promedio de 25.7° C. La línea gruesa ha sido dibujada a través de la media de cada muestra. Las líneas verticales punteadas indican una desviación estándar y la amplitud de distribución está indicada por la continuación de la línea sólida en cuya parte inferior se indica el número de larvas en cada muestra. (Una división del micrómetro = 0.0170 mm.).

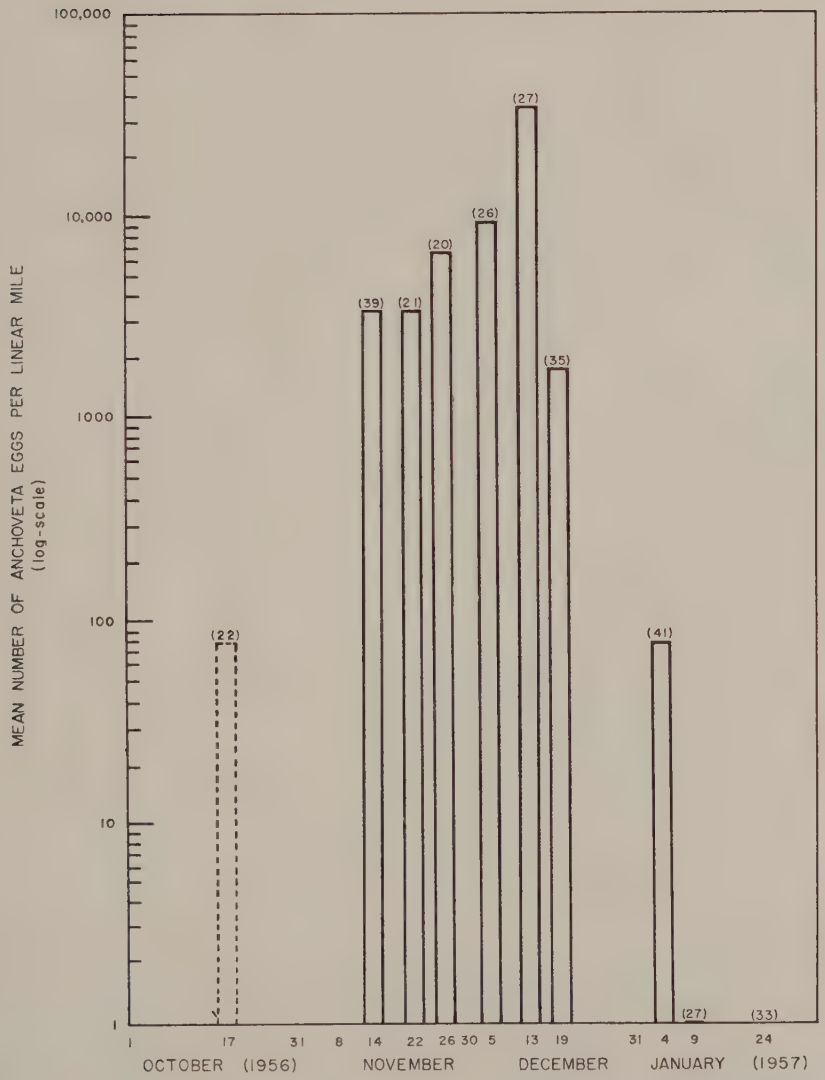

Figure 38. Variation in intensity of anchoveta spawning in the region between Panama Viejo and Isla Chepillo throughout the season 1956-57. The number of samples from which the means are obtained is shown in parentheses (see also Table 7). The dotted value for October is the intensity of anchoveta spawning in the region from Isla Chepillo to Punta Mangle.

Figura 38. Variación en la intensidad del desove de la anchoveta en la región comprendida entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo en la temporada 1956-57. Los números entre paréntesis (ver también la Tabla 7) indican el número de muestras con las que se obtuvieron los promedios. La barra punteada correspondiente a octubre representa la intensidad del desove de la anchoveta en la región comprendida entre la Isla Chepillo y Punta Mangle.

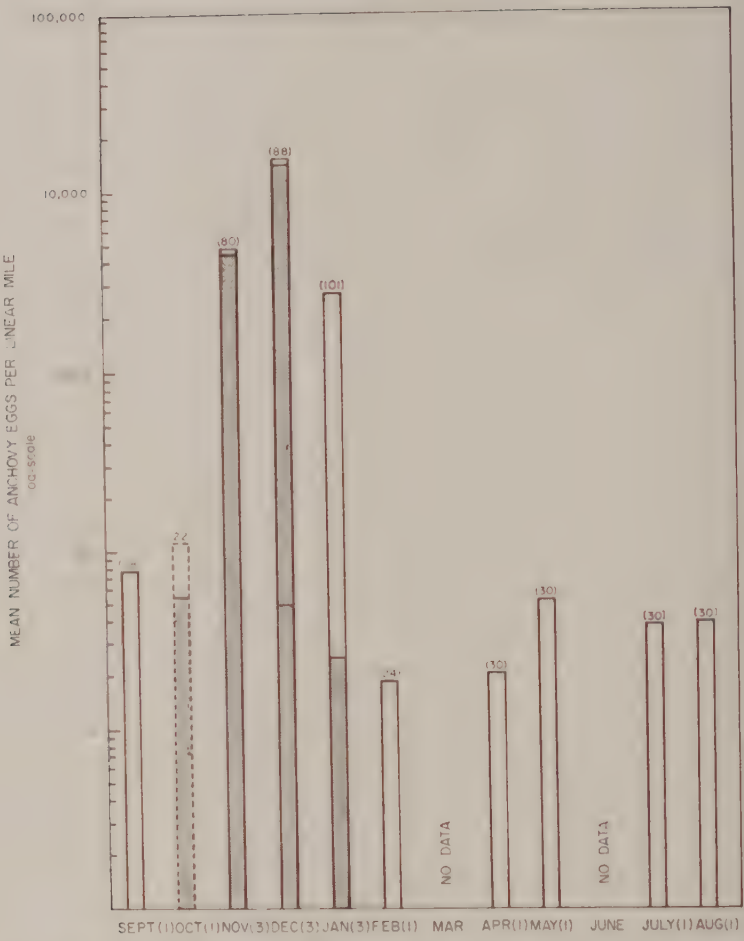

Figure 39. Monthly variation in intensity of spawning of all anchovy species in the region between Panama Viejo and Isla Chepillo from September 1956 to August 1957. The dotted value for October is the intensity of spawning in the region from Isla Chepillo to Punta Mangle. The numbers in parentheses on the time axis are the numbers of surveys conducted each month. The numbers in parentheses above each bar indicate the number of samples from which the monthly means were obtained. Shading indicates the fraction of the total anchovy eggs per linear nautical mile of sea surface, which were spawned by the anchoveta (see also Table 7).

Figura 39. Variación mensual en la intensidad del desove de las distintas especies de anchoas en la región comprendida entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo, de septiembre de 1956 a agosto de 1957. La barra punteada correspondiente a octubre representa la intensidad del desove en la región comprendida entre la Isla Chepillo y Punta Mangle. Los números entre paréntesis en el eje del tiempo indican el número de viajes efectuados cada mes. Los números entre paréntesis colocados sobre cada barra indica el número de muestras con las que se obtuvo el promedio mensual. El sombreado indica la fracción correspondiente a la anchoveta del total de huevos de anchoas encontrados por milla náutica lineal de mar muestreado. (Ver también la Tabla 7).

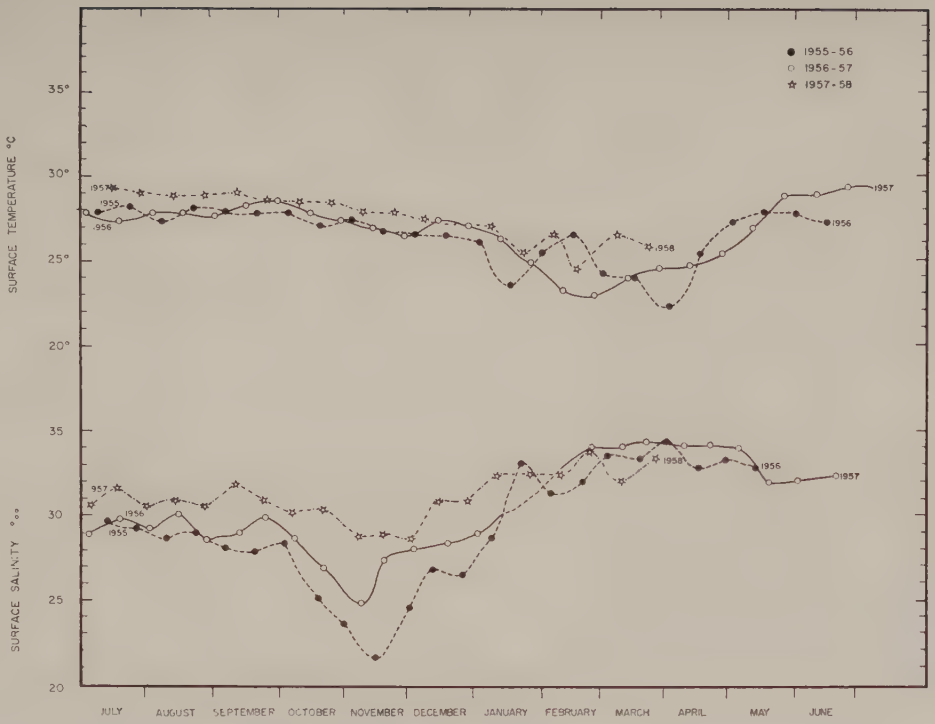

Figure 40. Sea surface temperature at Balboa and surface salinity at the fixed station (8° 45'N, 79°23'W) in the Gulf of Panama from July 1955 to June 1958. The temperatures are mean daily temperatures averaged over 15-day periods and the suface salinity is taken at two-weekly intervals.

Figura 40. Temperatura de la superficie del mar en Balboa y la salinidad en una estación fija (8°45'N, 79°23'W) en el Golfo de Panamá, de julio de 1955 a junio de 1958. Las temperaturas son medias diarias promediadas en períodos de 15 días, y la salinidad ha sido promediada a intervalos de dos semanas.

Table 1. Author's notes on the anchovy species reported from the Gulf of Panama by Hildebrand (1943) and Peterson (1956). Observations on sexual maturity of certain of these species in the Gulf of Nicoya, Costa Rica, are from Peterson (1956).

Species	Date	Locality	No. of specimens	Range of standard length (mm.)	Gear employed	Notes on sexual maturity	General observations
Cetengraulis mysticetus						The maximum ovarian egg length recorded from the Gulf of Panama is 0.89 mm. A specimen 142 mm. taken at Guaymas, Mexico, had ovarian eggs of mean length 1.10 mm. and mean breadth 0.50 mm. These are the maximum mean ovarian egg dimensions recorded.	A study of the age, growth, sexual maturity and spawning of this species has been made by Howard and Landa (1958).
Anchovia macrolepitoda	25 Jul 56	Chorrera	5	94 - 99	Otter trawl	These specimens showed no sign of gonad development.	
	18 Oct 56	Chepillo	4	135 - 140	Castnet	The specimen of 135 mm. taken in October had ovarian eggs of mean length 0.72 mm. and mean breadth 0.32 mm.	
	13 Nov 56	Juan Diaz	1	147	Castnet	This specimen had ovarian eggs of mean length 0.70 mm. and mean breadth 0.29 mm.	
	20 Dec 56	Juan Diaz	1	112	Otter trawl	This specimen had ovarian eggs of mean length 0.63 mm. and mean breadth 0.30 mm.	
	4 Jan 57	Juan Diaz	1	99	Castnet	This specimen showed no sign of gonad development.	
Anchovia rastralis						No record.	
Anchoa starksi	27 Dec 56	Pacora	8	45 - 77	Otter trawl	A specimen of 77 mm. had ovarian eggs of mean length 0.57 mm. and mean breadth 0.30 mm. The gonads of the other specimens were undeveloped.	

Table 1. (continued)

Species	Date	Locality	No. of specimens	Range of standard length (mm.)	Gear employed	Notes on sexual maturity	General observations
Anchoa curta	27 Dec 56	Pacora	1	57	Otter trawl	This specimen had ovarian eggs of mean length 1.0 mm. and mean breadth 0.56 mm.	The ovarian eggs of the three specimens examined possessed a perivitelline space; the yolk was markedly segmented and in all respects other than the texture of the egg case they resembled planktonic eggs. The fish examined were almost certainly running ripe.
	8 Jan 57	Chinina	1	59	Otter trawl	This specimen had ovarian eggs of mean length 0.98 mm. and mean breadth 0.56 mm.	
	9 Jan 57	Tapia	12	54 - 64	Otter trawl	A specimen of 59 mm. had ovarian eggs of mean length 1.0 mm. and mean breadth 0.63 mm.	
Anchoa naso	26 Feb 56	Taboga	Many	33 - 60	Castnet		Schools of *A. naso* were seen close to the beach of Taboga Island at the beginning of December 1956. This species was quite often found associated with the anchoveta. A similar observation was made in the Gulf of Nicoya. Round ovarian eggs have been reported for this species. It is thought that as the eggs mature they change from a round to a semiovoid or oval shape.
	17 Oct 56	Chepillo	1	67	Castnet	The ovarian eggs were both round and oval; they were opaque and of mean length 0.5 mm.	
	20 Dec 56	Juan Diaz	2	72 - 74	Otter trawl	Both fish were male with developing gonads.	
Anchoa panamensis	25 Jul 56	Chorrera	11	97 - 115	Otter trawl	A specimen of 102 mm. had ovarian eggs of mean length 0.58 mm. and mean breadth 0.34 mm.	
	13 Nov 56	Juan Diaz	1	107	Castnet	This specimen showed no sign of gonad development.	
	20 Dec 56	Juan Diaz	78	86 - 101	Otter trawl	A specimen of 98 mm. had ovarian eggs of mean length 0.74 mm. and mean breadth 0.45 mm.	

Table 1. (continued)

Species	Date	Locality	No. of specimens	Range of standard length (mm.)	Gear employed	Notes on sexual maturity	General observations
Anchoa eigenmannia						A specimen of 95 mm. taken in the Gulf of Nicoya had oval, opaque ovarian eggs of maximum length 1.1 mm.	
Anchoa arenicola						A mature female of 60 mm. taken in the Gulf of Nicoya had oval ovarian eggs approximately 0.9 mm. in length.	
Anchoa tropica						No record.	
Anchoa exigua						Specimens from the Gulf of Nicoya, in the size-range 50-55 mm., were judged to be mature and had oval ovarian eggs approx. 0.68 mm. long.	
Anchoa lucida						A specimen of 110 mm. taken near the River Anton, Gulf of Panama, in July 1952 was judged to be ripe. It had oval ovarian eggs 0.9 - 1.0 mm. long.	
Anchoa spinifer	25 Jul 56	Chorrera	4	113 - 130	Otter trawl	These four specimens were male with immature gonads.	Fairly abundant throughou the Gulf.
	17 Oct 56	Chepillo	4	119 - 190	Castnet	In all specimens the ovaries contained oocytes of length <0.2 mm.	
	25 Oct 56	Vique	2	104 - 110	Castnet	No signs of gonad development.	
	20 Dec 56	Juan Diaz	2	101 - 115	Otter trawl	The ovaries of both specimens contained oocytes of length <0.2 mm.	
Anchoa chamensis						No record.	

Table 1. (continued)

Species	Date	Locality	No. of specimens	Range of standard length (mm.)	Gear employed	Notes on sexual maturity	General observations
Anchoa mundeolo'des						No record.	
Anchoa sp	26 Jul 56	Chorrera	21	94 - 116	Otter trawl	A specimen of 104 mm. had ovarian eggs of mean length 0.57 mm. and mean breadth 0.33 mm.	The small ovarian eggs are round, and as development proceeds they become oval. The ovarian egg has a different shape from that of the anchoveta. The anal fin rays counts are somewhat higher than those recorded for the same species in the Gulf of Nicoya. It spawns during several months of the year as indicated by the capture of specimens with maturing gonads in July, October, November and December.
	17 Oct 56	Chepillo	3	97 - 100	Castnet	A specimen of 99 mm. had ovarian eggs of mean length 0.52 mm. and mean breadth 0.30 mm.	
	25 Oct 56	Vique	1	108	Castnet	This specimen had ovarian eggs of mean length 0.60 mm. and mean breadth 0.37 mm.	
	7 Nov 56	Panama Viejo	1	102	Castnet	This specimen had ovarian eggs of mean length 0.68 mm. and mean breadth 0.38 mm.	
	20 Dec 56	Juan Diaz	14	67 - 100	Otter trawl	A specimen of 90 mm. had ovarian eggs of mean length 0.80 mm. and mean breadth 0.52 mm.	
Engraulis clarki						No record.	
Anchoveila balboae	28 Mar 56	Isla Grande	Many	23 - 42	Castnet	Only the specimen of 81 mm. sampled in October, showed gonad development. It possessed a prominent gonad, containing oval eggs which were rounder than either the ovarian eggs of *A. macrolepidota* or those of *C. mysticetus*. The mean ovarian egg length was 0.57 mm.	Appears to be quite abundant and has been sampled at Isla Grande and Punta Mangle.
	18 Oct 56	Chepillo	1	81	Castnet		
	25 Oct 56	Vique	1	58	Castnet		
	26 Nov 56	Punta Mangle	10	25 - 28	Larval net		
Anchoviella miarcha						No record.	
Lycengraulis poeyi	25 Jul 56	Chorrera	1	150	Otter trawl	A gonad width of 3 mm. Oocytes of length <0.2 mm.	Reported from the Gulf of Nicoya as possessing round ovarian eggs of diameter 0.70-0.75 mm. in nearly ripe fish.
	12 Oct 56	Panama Viejo	1	136	Castnet	Male with an immature gonad.	

Tabla 1. Observaciones hechas por el autor sobre las distintas especies de anchoas registradas en el Golfo de Panamá por Hildebrand (1943) y Peterson (1956). Las observaciones sobre la madurez sexual de varias de estas especies en el Golfo de Nicoya, Costa Rica, han sido obtenidas de Peterson (1956).

Especie	Fecha	Localidad	No. de ejemplares	Amplitud de la longitud estándar (mm.)	Artes de pesca empleados	Notas sobre la madurez sexual	Observaciones generales
Cetengraulis mysticetus						La longitud máxima registrada para el huevo ovárico del Golfo de Panamá es 0.89 mm. Un ejemplar de 142 mm. capturado en Guaymas, México, tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 1.10 mm. y una anchura promedio de 0.50 mm. Estas son las máximas dimensiones registradas para un huevo ovárico.	Un estudio de la edad, crecimiento, madurez sexual y reproducción de esta especie ha sido hecho por Howard y Landa (1958).
Anchovia macrolepidota	25 Jul. 56	Chorrera	5	94 - 99	Red de arrastre	Estos ejemplares no mostraron desarrollo de gónadas.	
	18 Oct. 56	Chepillo	4	135 - 140	Atarraya	El ejemplar de 135 mm. capturado en octubre tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.72 mm. y anchura promedio de 0.32 mm.	
	13 Nov. 56	Juan Díaz	1	147	Atarraya	Este ejemplar tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.70 mm. y anchura media de 0.29 mm.	
	20 Dec. 56	Juan Díaz	1	112	Red de arrastre	Este ejemplar tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.63 mm. y anchura media de 0.30 mm.	
	4 Ene. 57	Juan Díaz	1	99	Atarraya	Este ejemplar no mostró desarrollo de gónadas.	

Tabla 1. (Cont. No. 2)

Especie	Fecha	Localidad	No. de ejemplares	Amplitud de la longitud estándar (mm.)	Artes de pesca empleados	Notas sobre la madurez sexual	Observaciones generales
Anchovia rastralis						No hay datos.	
Anchoa starksi	27 Dic. 56	Pacora	8	45 - 77	Red de arrastre	Un ejemplar de 77 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.57 mm. y una anchura media de 0.30 mm. Las gónadas de los otros ejemplares no estaban desarrolladas.	
Anchoa curta	27 Dic. 56	Pacora	1	57	Red de arrastre	Este ejemplar tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 1.0 mm. y anchura media de 0.56 mm.	Los huevos ováricos de los tres ejemplares examinados poseían un espacio perivitelino; el vitelo estaba marcadamente segmentado y en todos los aspectos, excepto en el de la textura de la corteza, semejaba a los huevos planctónicos. Los ejemplares examinados estaban sin duda completamente maduros.
	8 Ene. 57	Chinina	1	59	Red de arrastre	Este ejemplar tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.98 mm. y anchura media de 0.56 mm.	
	9 Ene. 57	Tapia	12	54 - 64	Red de arrastre	Un ejemplar de 59 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 1.0 mm. y una anchura media de 0.63 mm.	
Anchoa naso	26 Feb. 56	Taboga	Muchos	33 - 60	Atarraya		Los cardúmenes de *A. naso* fueron vistos a principios de diciembre de 1956 cerca de la playa de la Isla Taboga. Esta especie muy a menudo se la observa asociada con la anchoveta. Observaciones similares fueron hechas en el Golfo de Nicoya. De esta especie se ha dicho que posee huevos ováricos redondos. Se
	17 Oct. 56	Chepillo	1	67	Atarraya	Los huevos ováricos eran indistintamente redondos u ovalados, opacos y de una longitud promedio de 0.5 mm.	
	20 Dic. 56	Juan Díaz	2	72 - 74	Red de arrastre	Los dos ejemplares eran machos con gónadas en proceso de desarrollo.	

Tabla 1. (Cont. No. 3)

Especie	Fecha	Localidad	No. de ejemplares	Amplitud de la longitud estándar (mm.)	Artes de pesca empleados	Notas sobre la madurez sexual	Observaciones generales
Anchoa naso (Cont.)							cree que conforme el huevo va madurando cambia su forma de redondo a semi-ovalado u ovalado.
Anchoa panamensis	25 Jul. 56	Chorrera	11	97 - 115	Red de arrastre	Un ejemplar de 102 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.58 mm. y una anchura media de 0.34 mm.	
	13 Nov. 56	Juan Díaz	1	107	Atarraya	Este ejemplar tenía las gónadas sin desarrollar.	
	20 Dic. 56	Juan Díaz	78	86 - 101	Red de arrastre	Un ejemplar de 98 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.74 mm. y una anchura media de 0.45 mm.	
Anchoa eigenmannia						Un ejemplar de 95 mm., capturado en el Golfo de Nicoya, tenía huevos ováricos ovalados, opacos y de una longitud máxima de 1.1 mm.	
Anchoa ornicola						Una hembra madura de 60 mm. capturada en el Golfo de Nicoya, tenía huevos ováricos ovalados de aproximadamente 0.9 mm. de longitud.	
Anchoa tropica						No hay datos.	
Anchoa exigua						Ejemplares del Golfo de Nicoya, de 50-55 mm. de longitud estándar, considerados ya como maduros, tenían huevos ováricos ovalados de aproximadamente 0.68 mm. de longitud.	

Tabla 1. (Cont. No. 4)

Especie	Fecha	Localidad	No. de ejemplares	Amplitud de la longitud estándar (mm.)	Artes de pesca empleados	Notas sobre la madurez sexual	Observaciones generales
Anchoa lucida						Un ejemplar de 110 mm., capturado cerca del Río Antón, Golfo de Panamá, en julio de 1952, fué considerado como sexualmente maduro. Tenía huevos ováricos ovalados de 0.9 a 1.0 mm. de longitud.	
Anchoa spinifer	25 Jul. 56	Chorrera	4	113 - 130	Red de arrastre	Estos cuatro ejemplares eran machos con gónadas inmaduras.	Bastante abundante en todo el Golfo.
	17 Oct. 56	Chepillo	4	119 - 190	Atarraya	En todos los ejemplares los ovarios contenían oocitos de <0.2 mm. de longitud.	
	25 Oct. 56	Vique	2	104 - 110	Atarraya	Las gónadas no estaban desarrolladas.	
	20 Dic. 56	Juan Díaz	2	101 - 115	Red de arrastre	Los ovarios en ambos ejemplares contenían oocitos de <0.2 mm. de longitud.	
Anchoa chamensis						No hay datos.	
Anchoa						No hay datos.	
Anchoa sp.	26 Jul. 56	Chorrera	21	94 - 116	Red de arrastre	Un ejemplar de 104 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.57 mm. y una anchura media de 0.33 mm.	El pequeño huevo ovárico es redondo; conforme se va desarrollando se transforma en ovalado. El huevo ovárico tiene una forma diferente del de la anchoveta. Las cuentas de los radios en la aleta anal son ligeramente mayores que las cuentas de la misma
mundeoloides	17 Oct. 56	Chepillo	3	97 - 100	Atarraya	Un ejemplar de 99 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.52 mm. y una anchura media de 0.30 mm.	

Tabla 1. (Cont. No. 5)

Species	Fecha	Localidad	No. de ejemplares	Amplitud de la longitud estándar (mm.)	Artes de pesca empleados	Notas sobre la madurez sexual	Observaciones generales
Anchoa sp. (Cont.)	25 Oct. 56	Vique	1	108	Atarraya	Este ejemplar tenía huevos avá-ricos de una longitud promedio de 0.60 mm. y una anchura media de 0.37 mm.	especie en el Golfo de Ni-coya. La captura en julio, octubre, noviembre y di-ciembre de ejemplares a punto de madurar, indica que esta especie reproduce durante varios meses del año.
	7 Nov. 56	Panamá Viejo	1	102	Atarraya	Este ejemplar tenía huevos avá-ricos de una longitud promedio de 0.68 mm. y una anchura media de 0.38 mm.	
	20 Dic. 56	Juan Díaz	14	67 - 100	Red de arrastre	Un ejemplar de 90 mm. tenía huevos ováricos de una longitud promedio de 0.80 mm. y una an-chura media de 0.52 mm.	
Engraulis clarki						No hay datos.	
Anchoviella balboae	28 Mar. 56	Isla Grande	23 - 42	Muchos	Atarraya	Solamente el ejemplar de 81 mm., muestreado en octubre, mostró de-sarrollo de gónadas. Poseía una gónoda prominente con huevos menos ovalados que los huevos ováricos de **A. macrolepidota** o **C. mysticetus.** La longitud prome-dio del huevo ovárico fué de 0.57 mm.	Parece ser bastante abun-dante y ha sido muestrea-da en la Isla Grande y en Punta Mangle.
	18 Oct. 56	Chepillo	1	81	Atarraya		
	25 Oct. 56	Vique	1	58	Atarraya		
	26 Nov. 56	Punta Mangle	10	25 - 28	Red de plancton		
Anchoviella miarcha						No hay datos.	
Lycengraulis poeyi	25 Jul. 56	Chorrera	1	150	Red de arrastre	La gónada medía 3 mm. de an-cho. Oocitos de <0.2 mm. de longitud.	En el Golfo de Nicoya se ha registrado un ejemplar casi maduro que tenía hue-vos ováricos redondos de 0.70 a 0.75 mm. de diá-metro.
	12 Oct. 56	Panamá Viejo	1	136	Atarraya	Macho con una gónada inmadura.	

Table 2. Dimensions of anchoveta eggs sampled during the 1956-57 spawning season in the Gulf of Panama (1 micrometer division = 0.0170 mm.).

Tabla 2. Dimensiones de los huevos de anchoveta muestreados en el Golfo de Panamá durante la temporada de desove 1956-57 (una división del micrómetro = 0.0170 mm.).

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	MEAN Length mm.	MEAN Breadth Micr. divs.	MEAN Breadth mm.	RANGE Length Micr. divs.	RANGE Length mm.	RANGE Breadth Micr. divs.	RANGE Breadth mm	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Length mm.	STANDARD DEVIATION Breadth Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Breadth mm.
Fecha	Región	No. de la muestra*	No. de huevos medidos en cada muestra	PROMEDIO Longitud Divs. micr.	PROMEDIO Longitud mm.	PROMEDIO Anchura Divs. micr.	PROMEDIO Anchura mm.	AMPLITUD Longitud Divs. micr.	AMPLITUD Longitud mm.	AMPLITUD Anchura Divs. micr.	AMPLITUD Anchura mm.	DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Longitud mm.	DESVIACION ESTANDAR Anchura Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Anchura mm.
17 Oct 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	7	60	67.7	1.151	32.6	0.554	63-73	1.071-1.241	30-36	0.510-0.612	2.5	0.043	1.4	0.024
		8	54	66.4	1.129	31.5	0.536	60-72	1.020-1.224	30-34	0.510-0.578	2.6	0.044	1.0	0.017
		9	59	67.4	1.146	31.6	0.537	63-73	1.071-1.241	30-33	0.510-0.561	2.3	0.039	0.9	0.015
		10	50	67.5	1.148	31.6	0.537	62 73	1.054-1.241	29-33	0.493-0.561	2.7	0.046	0.9	0.015
18 Oct 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	10	75	68.2	1.159	32.3	0.549	61-73	1.037-1.241	30-35	0.510-0.595	2.4	0.041	1.1	0.019
		21	71	66.3	1.127	31.8	0.541	60-73	1.020-1.241	29-35	0.493-0.595	2.9	0.049	1.1	0.019
14 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	1	100	66.9	1.137	32.3	0.549	59-74	1.003-1.258	30-35	0.510-0.595	3.1	0.053	0.9	0.015
		2	96	68.3	1.161	32.2	0.547	61-76	1.037-1.292	30-35	0.510-0.595	2.4	0.041	1.2	0.020
		3	98	67.8	1.153	32.8	0.558	62-76	1.054-1.292	30-35	0.510-0.595	2.9	0.049	0.9	0.015
		4	144	66.5	1.131	31.7	0.539	59-73	1.003-1.241	29-36	0.493-0.612	2.8	0.048	1.0	0.017
		5	68	67.7	1.151	32.2	0.547	62-73	1.054-1.241	30-34	0.510-0.578	2.5	0.043	1.0	0.017
		7	99	68.5	1.165	32.4	0.551	62-74	1.054-1.258	30-35	0.510-0.595	2.4	0.041	1.2	0.020
		8	248	68.0	1.156	32.7	0.556	60-75	1.020-1.275	30-36	0.510-0.612	2.8	0.048	1.0	0.017
		10	100	66.9	1.137	32.2	0.547	60-75	1.020-1.275	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	0.9	0.015
		11	91	69.0	1.173	32.9	0.559	64-75	1.088-1.275	30-34	0.510-0.578	2.3	0.039	1.0	0.017
		12	91	68.3	1.161	32.9	0.559	63-74	1.071-1.258	30-35	0.510-0.595	2.2	0.037	1.0	0.017
		13	95	68.2	1.159	32.8	0.558	63-74	1.071-1.258	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017
		14	94	68.2	1.159	32.3	0.549	63-73	1.071-1.241	30-35	0.510-0.561	2.7	0.046	1.0	0.017
		15	91	66.8	1.136	31.9	0.542	59-73	1.003-1.241	30-34	0.510-0.578	2.8	0.048	0.9	0.015
		16	50	66.4	1.129	32.2	0.547	60-73	1.020-1.241	30-34	0.510-0.578	2.8	0.048	0.8	0.014
		17	86	67.3	1.144	32.2	0.547	62-74	1.054-1.258	30-34	0.510-0.578	2.5	0.043	1.0	0.017
		18	96	68.5	1.165	32.9	0.559	62-74	1.054-1.258	30-36	0.510-0.612	2.6	0.044	1.1	0.019
		19	96	68.6	1.166	33.2	0.564	60-74	1.020-1.258	31-35	0.527-0.595	2.5	0.043	0.9	0.015
		20	87	66.0	1.122	32.9	0.559	59-73	1.003-1.241	29-36	0.493-0.612	2.9	0.049	1.3	0.022

Table 2. (continued)

Tabla 2. (continuada)

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	MEAN Length mm.	MEAN Breadth Micr. divs.	MEAN Breadth mm.	RANGE Length Micr. divs.	RANGE Length mm.	RANGE Breadth Micr. divs.	RANGE Breadth mm	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Length mm.	STANDARD DEVIATION Breadth Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Breadth mm.
Fecha	Región	No. de la muestra*	No. de huevos medidos en cada muestra	PROMEDIO Longitud Divs. divs.	PROMEDIO Longitud mm.	PROMEDIO Anchura Divs. divs.	PROMEDIO Anchura mm.	AMPLITUD Longitud Divs. micr.	AMPLITUD Longitud mm.	AMPLITUD Anchura Divs. micr.	AMPLITUD Anchura mm.	DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Longitud mm.	DESVIACION ESTANDAR Anchura Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Anchura mm.
14 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	21	99	68.9	1.171	33.2	0.564	62-76	1.054-1.292	31-36	0.527-0.612	2.5	0.043	0.9	0.015
		22	93	67.3	1.144	32.7	0.556	62-74	1.054-1.258	30-36	0.510-0.612	3.0	0.051	1.1	0.019
		23	91	67.5	1.148	32.6	0.554	63-75	1.071-1.275	30-35	0.510-0.595	2.4	0.041	0.9	0.015
		26	96	68.5	1.165	32.7	0.556	62-75	1.054-1.275	30-35	0.510-0.595	2.3	0.039	1.0	0.017
		27	245	67.7	1.151	33.2	0.564	62-75	1.054-1.275	30-36	0.510-0.612	2.4	0.041	0.9	0.015
		28	297	68.5	1.165	33.9	0.576	59-78	1.003-1.326	29-39	0.493-0.663	3.1	0.053	1.5	0.026
		31	250	69.8	1.189	33.8	0.575	60-75	1.020-1.275	31-38	0.527-0.646	2.8	0.048	1.1	0.019
		32	84	66.6	1.132	32.6	0.554	57-71	0.969-1.207	30-36	0.510-0.612	2.2	0.037	0.9	0.015
		33	73	67.2	1.142	32.7	0.556	57-69	0.969-1.173	30-34	0.510-0.578	3.0	0.051	0.8	0.014
		34	150	66.3	1.127	32.2	0.547	60-73	1.020-1.241	30-34	0.510-0.578	2.9	0.049	0.9	0.015
		35	100	68.5	1.165	32.6	0.554	63-75	1.071-1.275	30-36	0.510-0.612	2.6	0.044	1.2	0.020
		36	100	69.2	1.176	32.8	0.558	61-75	1.037-1.275	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	0.9	0.015
		39	100	69.4	1.180	33.3	0.566	58-71	0.986-1.207	32-35	0.544-0.595	2.7	0.046	0.8	0.014
15-16 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	17	96	68.9	1.171	33.8	0.575	62-75	1.054-1.275	31-37	0.527-0.629	2.8	0.048	1.2	0.020
		18	91	69.1	1.175	33.7	0.573	62-74	1.054-1.258	32-37	0.544-0.629	2.6	0.044	1.0	0.017
		19	84	68.2	1.159	34.0	0.578	61-74	1.037-1.258	31-36	0.527-0.612	2.7	0.046	0.9	0.015
		22	92	68.6	1.166	33.3	0.566	63-75	1.071-1.275	31-36	0.527-0.612	2.7	0.046	1.2	0.020
		24	100	67.2	1.142	32.9	0.559	62-73	1.054-1.241	31-36	0.527-0.612	2.5	0.043	1.0	0.017
		25	97	68.5	1.165	33.3	0.566	63-77	1.071-1.309	31-36	0.527-0.612	2.7	0.046	0.8	0.014
		26	95	68.1	1.158	33.2	0.564	62-75	1.054-1.275	31-36	0.527-0.612	2.5	0.043	1.0	0.017
		28	94	67.8	1.153	32.8	0.558	63-72	1.071-1.224	30-35	0.510-0.595	2.1	0.036	1.0	0.017
22 Nov 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	1	235	68.4	1.163	33.1	0.563	58-75	0.986-1.275	31-36	0.527-0.612	3.0	0.051	0.9	0.015
		4	93	69.5	1.182	33.0	0.561	62-76	1.054-1.292	30-36	0.510-0.612	3.1	0.053	1.3	0.022
		7	92	67.6	1.149	33.1	0.563	59-74	1.003-1.258	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.1	0.019
		8	98	69.0	1.173	33.8	0.575	60-76	1.020-1.292	30-36	0.510-0.612	2.8	0.065	1.5	0.026

Table 2. (continued)

Tabla 2. (continuada)

Date / Fecha	Región / Region	Serial No. of sample* / No. de la muestra*	No. measured from each sample / No. de huevos medidos en cada muestra	MEAN / PROMEDIO Length Micr. divs. / Divs. micr.	Length mm.	Breadth Micr. divs. / Anchura Divs. micr.	Breadth mm.	RANGE / AMPLITUD Length Micr. divs. / Divs. micr.	Length mm.	Breadth Micr. divs. / Anchura Divs. micr.	Breadth mm	STANDARD DEVIATION / DESVIACION ESTANDAR Length Micr. divs. / Divs. micr.	Length mm.	Breadth Micr. divs. / Anchura Divs. micr.	Breadth mm.
22 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	5	150	68.3	1.161	31.9	0.542	60-75	1.020-1.275	29-35	0.493-0.595	2.8	0.048	1.1	0.019
		6	100	68.6	1.166	32.0	0.544	61-75	1.037-1.275	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.0	0.017
		7	99	67.1	1.141	32.4	0.551	58-72	0.986-1.224	30-36	0.510-0.612	2.6	0.044	1.4	0.024
		8	83	66.8	1.136	31.9	0.542	60-73	1.020-1.241	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.3	0.022
		10	100	68.1	1.158	32.5	0.553	61-74	1.037-1.258	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017
		13	84	67.1	1.141	32.8	0.558	59-71	1.003-1.207	31-36	0.527-0.612	2.7	0.046	0.8	0.014
		21	107	68.6	1.166	31.3	0.532	62-75	1.054-1.275	32-37	0.544-0.629	3.0	0.051	1.2	0.020
25-26 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	25	500	68.9	1.171	33.6	0.571	60-77	1.020-1.309	30-37	0.510-0.629	2.8	0.048	1.1	0.019
		26	500	70.4	1.197	33.7	0.573	62-80	1.054-1.360	30-38	0.510-0.646	3.0	0.051	1.2	0.020
		27	250	69.4	1.180	33.6	0.571	61-78	1.037-1.326	31-36	0.527-0.612	2.9	0.049	1.0	0.017
		28	93	69.7	1.185	33.6	0.571	62-78	1.054-1.326	31-37	0.527-0.629	3.2	0.054	1.3	0.022
		29	94	68.7	1.168	33.7	0.573	61-76	1.037-1.292	31-37	0.527-0.629	2.9	0.049	1.3	0.022
		30	100	68.7	1.168	33.7	0.573	62-78	1.054-1.326	31-37	0.527-0.629	3.4	0.058	1.3	0.022
		31	88	67.3	1.144	32.7	0.556	62-75	1.054-1.275	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.2	0.020
		32	50	67.9	1.154	32.5	0.553	63-75	1.071-1.275	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.0	0.017
		33	85	67.7	1.151	33.2	0.564	62-75	1.054-1.275	30-37	0.510-0.629	2.6	0.044	1.2	0.020
		34	98	67.4	1.146	32.4	0.551	58-74	0.986-1.258	29-37	0.493-0.629	2.8	0.048	1.4	0.024
		35	248	66.0	1.122	32.4	0.551	59-74	1.003-1.258	30-38	0.510-0.646	3.3	0.056	1.4	0.024
		38	69	66.9	1.137	32.3	0.549	62-73	1.054-1.241	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	1.0	0.017
		39	50	67.2	1.142	32.9	0.559	61-73	1.037-1.241	31-35	0.527-0.595	2.5	0.043	1.0	0.017
30 Nov 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	13	92	69.2	1.176	33.1	0.563	62-75	1.054-1.275	31-35	0.527-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017
		14	93	68.6	1.166	32.9	0.559	63-78	1.071-1.326	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.1	0.019

Table 2. (continued)

Tabla 2. (continuada)

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	mm.	Breadth Micr. divs.	mm.	RANGE Length Micr. divs.	mm.	Breadth Micr. divs.	mm	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	mm.	Breadth Micr. divs.	mm.
Fecha	**Región**	**No. de la muestra***	**No. de huevos medidos en cada muestra**	**PROMEDIO Longitud Divs. micr.**		**Anchura Divs. micr.**		**AMPLITUD Longitud Divs. micr.**		**Anchura Divs. micr.**		**DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.**		**Anchura Divs. micr.**	
5 Dec 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	1	91	70.2	1.193	32.7	0.556	63-78	1.071-1.326	30-36	0.510-0.612	3.0	0.051	1.1	0.019
		3	51	69.5	1.182	32.6	0.554	61-75	1.037-1.275	30-37	0.510-0.629	2.8	0.048	1.2	0.020
		6	95	69.5	1.182	33.0	0.561	63-76	1.071-1.292	30-37	0.510-0.629	2.3	0.039	1.2	0.020
		7	71	66.8	1.136	32.5	0.553	61-73	1.037-1.241	30-35	0.510-0.595	3.1	0.053	1.2	0.020
		9	78	69.5	1.182	32.7	0.556	63-75	1.071-1.275	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.2	0.020
		10	98	69.7	1.185	33.0	0.561	63-78	1.071-1.326	30-37	0.510-0.629	2.8	0.048	1.1	0.019
		11	50	68.1	1.158	32.9	0.559	62-73	1.054-1.241	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	1.1	0.019
		16	500	68.6	1.166	32.6	0.554	59-78	1.003-1.326	30-36	0.510-0.612	2.8	0.048	1.2	0.020
		17	500	69.0	1.173	32.5	0.553	62-77	1.054-1.309	29-35	0.493-0.595	2.7	0.046	1.1	0.019
		18	96	69.4	1.180	32.6	0.554	60-76	1.020-1.292	30-35	0.510-0.595	2.9	0.049	1.0	0.017
		19	51	67.5	1.148	33.4	0.568	61-72	1.037-1.224	30-37	0.510-0.629	2.3	0.039	1.6	0.027
		20	117	68.3	1.161	32.3	0.549	62-75	1.054-1.275	30-36	0.510-0.612	2.9	0.049	1.2	0.020
		21	93	68.3	1.161	32.9	0.559	61-75	1.037-1.275	30-37	0.510-0.629	2.9	0.049	1.4	0.024
		22	93	67.9	1.154	32.0	0.544	60-76	1.020-1.292	30-35	0.510-0.595	3.0	0.051	1.1	0.019
		23	76	68.2	1.159	32.6	0.554	61-75	1.037-1.275	30-36	0.510-0.612	3.0	0.051	1.1	0.019
		25	97	69.4	1.180	33.1	0.563	61-74	1.037-1.258	31-36	0.527-0.612	2.5	0.043	1.0	0.017
6 Dec 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	2	97	68.5	1.165	32.1	0.551	60-75	1.020-1.275	30-34	0.510-0.578	2.9	0.049	1.0	0.017
		3	83	70.0	1.190	32.9	0.559	61-76	1.037-1.292	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.0	0.017
		4	96	70.0	1.190	33.5	0.570	61-79	1.037-1.343	30-36	0.510-0.612	3.2	0.054	1.1	0.019
		5	50	69.7	1.185	32.3	0.549	65-76	1.105-1.292	32-36	0.544-0.612	2.5	0.043	1.0	0.017
		6	97	69.2	1.176	32.8	0.558	63-75	1.071-1.275	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.1	0.019
		7	90	69.8	1.187	32.9	0.559	63-78	1.071-1.326	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.0	0.017
		8	94	69.7	1.185	32.8	0.558	65-76	1.105-1.292	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.0	0.017
		10	106	68.9	1.171	32.1	0.546	60 78	1.020-1.326	29-35	0.493-0.595	3.4	0.058	1.1	0.019
		13	85	67.5	1.148	32.4	0.551	60-74	1.020-1.258	30-36	0.510-0.612	3.4	0.058	1.3	0.022

Table 2. (continued)

Tabla 2. (continuada)

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	MEAN Length mm.	MEAN Breadth Micr. divs.	MEAN Breadth mm.	RANGE Length Micr. divs.	RANGE Length mm.	RANGE Breadth Micr. divs.	RANGE Breadth mm	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Length mm.	STANDARD DEVIATION Breadth Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Breadth mm.
Fecha	Región	No. de la muestra*	No. de huevos medidos en cada muestra	PROMEDIO Longitud Divs. micr.	PROMEDIO Longitud mm.	PROMEDIO Anchura Divs. micr.	PROMEDIO Anchura mm.	AMPLITUD Longitud Divs. micr.	AMPLITUD Longitud mm.	AMPLITUD Anchura Divs. micr.	AMPLITUD Anchura mm.	DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Longitud mm.	DESVIACION ESTANDAR Anchura Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Anchura mm.
6 Dec 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	14	100	68.2	1.159	32.9	0.559	61-75	1.037-1.275	29-36	0.493-0.612	3.2	0.054	0.9	0.015
		22	50	69.4	1.180	32.3	0.549	61-78	1.037-1.326	30-35	0.510-0.595	3.0	0.051	0.9	0.015
13 Dec 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	1	93	67.6	1.149	32.8	0.558	58-76	0.986-1.292	29-37	0.493-0.629	3.4	0.058	1.4	0.024
		2	97	69.3	1.178	32.7	0.556	61-76	1.037-1.292	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.2	0.020
		3	99	68.7	1.168	32.5	0.553	62-75	1.054-1.275	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.1	0.019
		4	94	68.4	1.163	32.7	0.556	61-74	1.037-1.258	30-37	0.510-0.629	2.7	0.046	1.3	0.022
		5	96	69.7	1.185	32.6	0.554	64-77	1.088-1.309	30-36	0.510-0.612	2.4	0.041	1.1	0.019
		6	98	69.7	1.185	32.6	0.554	63-76	1.071-1.292	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.1	0.019
		7	99	68.7	1.168	32.7	0.556	62-74	1.054-1.258	30 35	0.510-0.595	2.6	0.044	0.9	0.015
		8	500	68.9	1.171	32.6	0.554	62-78	1.054-1.326	29-37	0.493-0.629	2.8	0.048	1.3	0.022
		9	500	69.3	1.178	32.6	0.554	62-77	1.054-1.309	30-36	0.510-0.612	2.8	0.048	1.2	0.020
		10	94	68.8	1.170	32.5	0.553	62-76	1.054-1.292	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	1.0	0.017
		11	97	69.2	1.176	32.9	0.559	63-76	1.071-1.292	30-36	0.510-0.612	2.6	0.044	1.2	0.020
		12	100	69.1	1.175	32.5	0.553	63-79	1.071-1.343	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	1.1	0.019
		13	100	69.0	1.173	32.6	0.554	62-74	1.054-1.258	30-36	0.510-0.612	2.6	0.044	1.1	0.019
		14	98	68.3	1.161	32.7	0.556	62-76	1.054-1.292	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.1	0.019
		15	94	69.9	1.188	32.9	0.559	64-76	1.088-1.292	30-35	0.510-0.595	2.5	0.043	1.1	0.019
		16	96	68.3	1.161	32.6	0.554	61-77	1.037-1.309	30-36	0.510-0.612	2.8	0.048	1.2	0.020
		17	96	68.2	1.159	32.7	0.556	60-76	1.020-1.292	30-36	0.510-0.612	2.9	0.049	1.1	0.019
		18	97	69.0	1.173	32.5	0.553	61-76	1.037-1.292	30-35	0.510-0.595	2.9	0.049	1.1	0.019
		19	54	69.0	1.173	33.1	0.563	63-74	1.071-1.258	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.4	0.024
		20	87	69.7	1.185	32.7	0.556	62-76	1.054-1.292	30-35	0.510-0.595	2.6	0.046	1.0	0.017
		21	96	69.0	1.173	33.0	0.561	61-76	1.037-1.292	30-37	0.510-0.629	2.6	0.044	1.1	0.019
		22	98	68.2	1.159	33 0	0.561	63-73	1.071-1.241	31-35	0.527-0.595	2.5	0.043	1.1	0.019
		23	50	68.0	1.184	32.3	0.549	59-74	1.003-1.258	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.4	0.024
		24	85	69.6	1.183	33.0	0.561	61-75	1.037-1.275	31-36	0.527-0.612	2.8	0.048	1.0	0.017
		25	72	68.4	1.163	32.7	0.556	63-73	1.071-1.241	31-36	0.527-0.612	2.5	0.043	1.1	0.019
		26	61	66.1	1.124	32.5	0.553	60-74	1.020-1.258	30-35	0.510-0.595	3.5	0.060	1.3	0.022

Table 2. (continued)

Tabla 2. (continuada)

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	MEAN Length mm.	MEAN Breadth Micr. divs.	MEAN Breadth mm.	RANGE Length Micr. divs.	RANGE Length mm.	RANGE Breadth Micr. divs.	RANGE Breadth mm	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Length mm.	STANDARD DEVIATION Breadth Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Breadth mm.
Fecha	Región	No. de la muestra*	No. de huevos medidos en cada muestra	PROMEDIO Longitud Divs. micr.	PROMEDIO Longitud mm.	PROMEDIO Anchura Divs. micr.	PROMEDIO Anchura mm.	AMPLITUD Longitud Divs. micr.	AMPLITUD Longitud mm.	AMPLITUD Anchura Divs. micr.	AMPLITUD Anchura mm.	DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Longitud mm.	DESVIACION ESTANDAR Anchura Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Anchura mm.
14 Dec 56	Isla Chepillo-Punta Mangle	2	50	68.6	1.166	31.2	0.530	62-75	1.054-1.275	29-33	0.493-0.561	2.6	0.044	1.1	0.019
		3	98	69.5	1.182	33.3	0.566	62-76	1.054-1.292	30-36	0.510-0.612	2.9	0.049	1.1	0.019
		4	77	69.9	1.188	32.2	0.547	61-73	1.037-1.241	31-36	0.527-0.612	2.9	0.049	1.2	0.020
		6	88	68.8	1.170	32.8	0.558	60-75	1.020-1.275	30-36	0.510-0.612	2.9	0.049	1.4	0.024
		11	65	70.0	1.190	32.6	0.554	65-75	1.105-1.275	30-34	0.510-0.578	2.1	0.036	0.9	0.015
		13	90	70.3	1.195	32.9	0.559	62-78	1.054-1.326	30-36	0.510-0.612	2.7	0.046	1.2	0.020
		15	84	70.9	1.205	32.9	0.559	64-79	1.088-1.343	31-35	0.527-0.595	3.0	0.051	0.9	0.015
		16	79	70.4	1.197	32.8	0.558	62-78	1.054-1.326	31-36	0.527-0.612	3.0	0.051	0.9	0.015
		17	89	69.6	1.183	33.0	0.561	61-76	1.037-1.292	31-33	0.527-0.561	2.8	0.048	1.2	0.020
		18	88	69.6	1.183	32.6	0.554	63-77	1.071-1.309	31-36	0.527-0.612	2.9	0.049	1.1	0.019
		19	73	70.3	1.195	33.0	0.561	65-79	1.105-1.343	31-37	0.527-0.629	3.2	0.054	1.1	0.019
19 Dec 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	5	50	66.9	1.137	32.9	0.559	61-73	1.037-1.241	30-37	0.510-0.629	2.6	0.044	1.6	0.027
		7	51	68.6	1.166	32.7	0.556	63-73	1.071-1.241	30-35	0.510-0.595	2.3	0.039	1.0	0.017
		8	59	69.4	1.180	32.5	0.553	60-75	1.020-1.275	31-35	0.527-0.595	2.6	0.044	0.9	0.015
		9	92	69.2	1.176	32.7	0.556	62-76	1.054-1.292	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.1	0.019
		10	97	69.4	1.180	32.7	0.556	63-78	1.071-1.326	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017
		11	97	68.5	1.165	32.3	0.549	61-76	1.037-1.292	30-35	0.510-0.595	2.9	0.049	1.1	0.019
		12	89	68.4	1.163	32.3	0.549	61-75	1.037-1.275	30-35	0.510-0.595	3.2	0.054	1.2	0.020
		13	80	67.5	1.148	32.1	0.546	62-74	1.054-1.258	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	0.9	0.015
		14	71	69.6	1.183	32.4	0.551	63-76	1.071-1.292	30-34	0.510-0.578	2.8	0.048	1.0	0.017
		16	74	69.0	1.173	32.6	0.554	65-75	1.105-1.275	30-36	0.510-0.612	2.2	0.037	1.2	0.020
		17	94	70.1	1.192	32.9	0.559	63-77	1.071-1.309	30-37	0.510-0.629	2.7	0.046	1.4	0.024
		18	75	69.9	1.188	32.5	0.553	64-74	1.088-1.258	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.1	0.019
		19	86	67.3	1.144	31.8	0.541	61-75	1.037-1.275	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017
		20	50	69.3	1.178	32.7	0.556	64-75	1.088-1.275	30-35	0.510-0.595	3.0	0.051	1.4	0.024
		22	88	66.9	1.137	32.2	0.547	63-72	1.071-1.224	30-37	0.510-0.629	2.4	0.041	1.6	0.027

Table 2. (continued) **Tabla 2. (continuada)**

Date	Region	Serial No. of sample*	No. measured from each sample	MEAN Length Micr. divs.	MEAN Length mm.	MEAN Breadth Micr. divs.	MEAN Breadth mm.	RANGE Length Micr. divs.	RANGE Length mm.	RANGE Breadth Micr. divs.	RANGE Breadth mm.	STANDARD DEVIATION Length Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Length mm.	STANDARD DEVIATION Breadth Micr. divs.	STANDARD DEVIATION Breadth mm.
Fecha	Región	No. de la muestra*	No. de huevos medidos en cada muestra	PROMEDIO Longitud Divs. micr.	PROMEDIO Longitud mm.	PROMEDIO Anchura Divs. micr.	PROMEDIO Anchura mm.	AMPLITUD Longitud Divs. micr.	AMPLITUD Longitud mm.	AMPLITUD Anchura Divs. micr.	AMPLITUD Anchura mm	DESVIACION ESTANDAR Longitud Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Longitud mm.	DESVIACION ESTANDAR Anchura Divs. micr.	DESVIACION ESTANDAR Anchura mm.
19 Dec 56	Panama Viejo-Isla Chepillo	23	80	67.5	1.148	32.6	0.554	60-74	1.020-1.258	30-36	0.510-0.612	3.2	0.054	1.5	0.026
		24	80	69.9	1.188	32.7	0.556	61-77	1.037-1.309	30-35	0.510-0.595	3.0	0.051	1.1	0.019
		25	50	68.9	1.171	32.8	0.558	60-76	1.020-1.292	31-36	0.527-0.612	3.8	0.065	1.5	0.026
		26	79	69.6	1.183	32.6	0.554	63-74	1.071-1.258	30-34	0.510-0.578	2.5	0.043	1.0	0.017
		27	91	69.8	1.187	32.5	0.553	64-77	1.088-1.309	30-35	0.510-0.595	2.7	0.046	1.2	0.020
		28	93	69.6	1.183	32.7	0.556	63-77	1.071-1.309	30-35	0.510-0.595	2.8	0.048	1.0	0.017
		29	98	70.1	1.191	32.9	0.559	61-78	1.037-1.326	30-36	0.510-0.612	3.1	0.053	1.3	0.022
		30	92	67.2	1.142	32.6	0.554	60-75	1.020-1.275	30-37	0.510-0.629	2.9	0.049	1.4	0.024
		31	131	68.9	1.171	32.6	0.554	61-75	1.037-1.275	29-35	0.493-0.595	3.0	0.051	1.1	0.019
		32	66	70.3	1.195	33.3	0.566	60-75	1.020-1.275	31-36	0.527-0.612	2.4	0.041	1.1	0.019
8 Jan 57	Isla Chepillo-Punta Mangle	6	50	67.8	1.153	33.0	0.561	60-76	1.020-1.292	30-37	0.510-0.629	3.0	0.051	1.9	0.032
		7	100	67.8	1.153	32.3	0.549	60-74	1.020-1.258	30-35	0.510-0.595	2.6	0.044	1.0	0.017

Total number of samples — 162.

Número total de muestras — 162.

Total number of eggs measured — 17,675.

Número total de huevos medidos — 17,675.

*Serial number of sample corresponds with those in Figures 5 to 23.

*El número de la muestra corresponde con los de las Figuras 5 a 23.

Table 3. Summary of dimensions of planktonic anchovy eggs sampled in the Gulf of Panama during the 1956-57 anchoveta spawning season (1 micrometer division = 0.0170 mm.).

Tabla 3. Resumen de las dimensiones de los huevos planctónicos de las distintas especies de anchoas muestreados en el Golfo de Panamá durante la temporada de desove de la anchoveta 1956-57 (una división del micrómetro = 0.0170 mm.).

Egg type	No. of samples	No. of eggs measured	LENGTH / LONGITUD: Mean length for all samples combined — Longitud promedio de todos los muestreos combinados	LENGTH / LONGITUD: Range in mean lengths from separate samples — Amplitud de la longitud promedio en muestras individuales	BREADTH / ANCHURA: Mean breadth for all samples combined — Anchura promedio de todos los muestreos combinados	BREADTH / ANCHURA: Range in mean breadths from separate samples — Amplitud en anchuras promedio en muestreos individuales	RATIO / PROPORCION: Mean breadth: Mean length	RANGE IN SIZE OF INDIVIDUAL EGGS / AMPLITUD EN EL TAMAÑO DE LOS HUEVOS: Length — Longitud	RANGE IN SIZE OF INDIVIDUAL EGGS / AMPLITUD EN EL TAMAÑO DE LOS HUEVOS: Breadth — Anchura	Standard deviation of individual measurements for all samples combined / Desviación estándar de las medidas individuales correspondientes a todos los muestreos combinados: Length — Longitud	Standard deviation of individual measurements for all samples combined / Desviación estándar de las medidas individuales correspondientes a todos los muestreos combinados: Breadth — Anchura
Tipo de huevo	No. de muestras	No. de huevos medidos	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Anchura promedio / Longitud promedio	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.	Micr. divs. / Divs. micr. — mm.
A	18	763	58.6 — 0.996	56.6-60.8 — 0.962-1.034	35.0 — 0.595	33.1-36.9 — 0.563-0.627	0.597	51-65 — 0.867-1.105	30-39 — 0.510-0.662	2.4 — 0.041	1.4 — 0.024
B	16	1,035	65.4 — 1.112	63.5-66.0 — 1.080-1.122	31.4 — 0.534	30.1-32.7 — 0.512-0.556	0.480	59-74 — 1.003-1.258	28-35 — 0.476-0.595	2.6 — 0.044	1.5 — 0.026
Anchoveta	271	22,377	68.6 — 1.166	66.0-70.9 — 1.122-1.205	32.8 — 0.558	31.2-34.0 — 0.530-0.578	0.478	58-80 — 0.986-1.360	29-39 — 0.493-0.663	3.0 — 0.051	1.3 — 0.022
C	12	491	74.7 — 1.270	72.8-76.2 — 1.238-1.295	36.1 — 0.614	34.7-38.2 — 0.590-0.649	0.483	67-82 — 1.139-1.411	32-40 — 0.544-0.680	3.0 — 0.051	1.4 — 0.024
D	4	260	65.1 — 1.107	64.2-66.8 — 1.091-1.136	40.3 — 0.685	39.6-40.8 — 0.673-0.694	0.619	57-73 — 0.969-1.241	37-44 — 0.629-0.748	3.0 — 0.051	1.7 — 0.029
E	1	81	78.8 — 1.340	— — —	30.2 — 0.513	— — —	0.383	72-86 — 1.224-1.462	28-33 — 0.476-0.561	3.0 — 0.051	0.9 — 0.015
F	22	1,236	70.4 — 1.197	68.1-72.7 — 1.158-1.236	43.2 — 0.734	42.0-44.7 — 0.714-0.760	0.614	60-80 — 1.020-1.360	38-49 — 0.646-0.833	3.4 — 0.058	1.7 — 0.029
G	19	450	88.7 — 1.508	84.7-88.4 — 1.440-1.503	36.5 — 0.621	34.0-37.3 — 0.578-0.634	0.411	78-100 — 1.326-1.700	33-40 — 0.561-0.680	4.3 — 0.073	1.3 — 0.022
H	10	323	87.8 — 1.493	85.8-89.9 — 1.459-1.528	39.9 — 0.678	38.2-41.7 — 0.651-0.709	0.454	78-98 — 1.326-1.666	33-45 — 0.561-0.765	3.8 — 0.065	1.8 — 0.031
I	3	173	96.6 — 1.642	96.2-98.2 — 1.635-1.669	42.1 — 0.716	40.1-43.6 — 0.687-0.741	0.436	87-107 — 1.479-1.819	37-46 — 0.629-0.782	3.8 — 0.065	1.8 — 0.031
J	1	23	81.0 — 1.377	— — —	49.7 — 0.845	— — —	0.614	74-88 — 1.258-1.496	41-53 — 0.748-0.901	2.4 — 0.041	1.4 — 0.024

Table 4. Diurnal spawning period of the anchoveta compared with those of certain other species of anchovy.

Tabla 4. Período diario de reproducción de la anchoveta comparado con el de otras especies de anchoas.

Egg type	Date	Time of collection	Stage of development	General observations
Tipo de huevo	Fecha	Hora de captura	Estado de desarrollo	Observaciones generales
A	4 Dec 56	20:50	1-cell to 8-cell	
	"	21:00	1-cell to 8-cell	
	6 Dec 56	20:30	1, 2 and 4-cell	
	"	20:50	pre-cell	
	18 Dec 56	18:50	1-cell	
B				No freshly spawned eggs of type B were recognized, but the diurnal spawning period is approximately the same as that noted for the anchoveta, judged by the similarity in stage of development at any given time, with that of the anchoveta. No se pudieron reconocer los huevos de tipo B recién expulsados, pero el período diario de reproducción es aproximadamente el mismo que el de la anchoveta. Esta observación está basada en la similitud de los diversos estados de desarrollo embrionario que muestra este tipo de huevo con el de la anchoveta.
ANCHOVETA				Diurnal spawning period is from about 01:30 to 04:30 hours (Table 5). El período diario de desove es de la 01:30 a las 04:30 horas (Tabla 5).
C	22 Nov 56	20:50	1-cell to 16-cell	
	25 Nov 56	20:30	1-cell to 64-cell	
	4 Dec 56	21:00	1-cell	
	6 Dec 56	19:40	1-cell	
	"	20:30	1-cell	
	12 Dec 56	19:40	1-cell to 8-cell	
	13 Dec 56	20:05	pre-cell	
	"	20:30	1-cell	
	13 Dec 56	20:50	1-cell	
	15 Dec 56	20:18	1-cell	

Table 4. (continued)

Tabla 4. (continuada)

Egg type / Tipo de huevo	Date / Fecha	Time of collection / Hora de captura	Stage of development / Estado de desarrollo	General observations / Observaciones generales
C (Contd.)	15 Dec 56	20:40	pre-cell and 1-cell	
	"	22:30	4-cell	
	18 Dec 56	20:50	1-cell	
	19 Dec 56	22:30	1-cell	
	4 Jan 57	19:20	1-cell	
D	4 Dec 56	19:50	1-cell	
	14 Dec 56	22:10	2 and 4-cell	
E	18 Dec 56	22:00	early blastula blástula incipiente	Only one sample obtained. Solamente se obtuvo una muestra.
F	22 Nov 56	20:50	1 to 16-cell	
	12 Dec 56	21:00	1-cell	
	13 Dec 56	20:30	1-cell	
	"	20:50	1-cell	
	14 Dec 56	20:40	1-cell	
	"	21:20	1-cell	
	"	22:10	2 to 4-cell	
	"	22:30	4-cell	
	18 Dec 56	21:15	1-cell	
	"	23:00	1 to 8-cell	
	"	23:30	1 to 16-cell	
	19 Dec 56	22:30	1-cell	
	"	22:50	1 to 16-cell	

Table 4. (continued)

Tabla 4. (continuada)

Egg type	Date	Time of collection	Stage of development	General observations
Tipo de huevo	Fecha	Hora de captura	Estado de desarrollo	Observaciones generales
G	4 Dec 56	20:15	1-cell to 16-cell	
	"	20:40	1-cell	
	"	21:00	1-cell	
	7 Dec 56	19:15	pre-cell	
	12 Dec 56	20:20	1 to 4-cell	
	13 Dec 56	20:30	1-cell	
	14 Dec 56	20:40	pre-cell	
	"	21:20	1-cell	
	18 Dec 56	22:10	1 to 4-cell	
H	4 Dec 56	17:35	1-cell	17:35 hours was the earliest at which freshly spawned anchovy eggs were sampled.
	"	18:20	1-cell	
	"	20:58	1-cell	
	6 Dec 56	19:40	16-cell	A las 17:35 fué la primera hora del día en la que se obtuvieron huevos de anchoas recién expulsadas.
	"	20:30	1-cell	
	12 Dec 56	19:05	1-cell	
	"	19:20	1-cell	
	13 Dec 56	20:05	1-cell	
	14 Dec 56	20:40	pre-cell and 1-cell	
I	4 Dec 56	17:50	1-cell to early blastula stage de una célula a blástula incipiente	The beginning of the diurnal spawning period was in advance of 17:45 hours. El comienzo del período diario de desove fué antes de las 17:45 horas.
	13 Dec 56	20:30	well developed blastula blástulas bien desarrolladas	
	"	20:50	well developed blastula blástulas bien desarrolladas	

Table 5. Samples in which newly spawned anchoveta eggs were taken.

Tabla 5. Muestras en las que se obtuvieron huevos de anchoveta recién expulsados.

Date Fecha	Time of collection Hora de captura	No. of eggs in sample No. de huevos en la muestra	Stage of development Estado de desarrollo	Distance from shore (miles) at which sample was taken Distancia de la playa (en millas) a que se obtuvieron las muestras
14 Nov 56	01:58-02:13	47	Pre-cell and 1-cell	1½
15 Nov 56	04:20-04:35	550	1, 2 and 4-cell	2
26 Nov 56	02:38-02:53	128	1, 2 and 4-cell	2
	02:56-03:11	36	1-cell	2
	03:15-03:30	2	cleavage of 1-cell just beginning principio de segmentación de la etapa de una célula	2
30 Nov 56	02:56-03:11	6	1, 2, 4 and 8-cell	1
	03:15-03:30	16	cleavage of 1-cell just beginning	1
	03:35-03:50	22	1, 2 and 4-cell principio de segmentación de la etapa de una célula	1
7 Dec 56	03:10-03:27	15	1-cell	2
	03:32-03:47	424	1-cell to 16-cell	2
	03:50-04:05	68	2-cell	2
	04:11-04:26	41	1-cell to 16-cell	2
15 Dec 56	03:30-03:45	12	1-cell	1
21 Dec 56	04:35-04:50	20	1, 2 and 4-cell	1½
	04:53-05:08	4	1 and 2-cell	1½

Table 6. Body dimensions, in millimeters, of anchoveta larvae reared in the laboratory.

Tabla 6. Dimensiones anatómicas (en milímetros) de la larva de anchoveta desarrollada en el laboratorio.

Hours from hatching	No. of specimens	Total length		Snout-anus		Anus-tail		Eye diameter		Body depth at pectoral	
		Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range
Horas transcurridas desde la eclosión	No. de ejemplares	Longitud total		Del hocico al ano		Del ano a la cola		Diámetro ocular		Altura del cuerpo al nivel de la pectoral	
		Media	Amplitud	Media	Amplitud	Media	Amplitud	Media	Amplitud	Media	Amplitud
0	34	1.99	1.82-2.13	1.45	1.38-1.56	0.54	0.46-0.60				
12	50	2.69	2.47-2.91	1.92	1.79-2.04	0.77	0.66-0.87			0.19	0.17-0.20
18	21	2.72	2.43-2.84	1.94	1.82-2.06	0.78	0.70-0.92	0.19	0.19-0.22	0.19	0.17-0.19
24	6	2.81	2.64-2.94	1.96	1.92-2.01	0.85	0.75-0.94	0.19	0.17-0.20	0.19	0.19-0.20
36	8	2.81	2.69-2.91	1.92	1.84-2.01	0.88	0.80-0.95	0.17	0.17-0.19	0.22	0.20-0.22
42	13	2.79	2.62-2.96	1.94	1.87-2.02	0.85	0.78-0.90	0.17	0.17-0.19	0.26	0.22-0.27
48	8	2.79	2.70-2.87	1.94	1.85-1.99	0.85	0.82-0.95	0.17	0.15-0.17	0.24	0.20-0.26
60	6	2.81	2.62-2.94	1.92	1.87-2.06	0.88	0.83-0.92	0.15	0.15-0.17	0.20	0.20-0.24
72	15	2.79	2.65-2.96	1.89	1.77-2.01	0.90	0.83-0.97	0.15	0.15-0.17	0.20	0.19-0.24

Table 7. Intensity of anchovy spawning from September 1956 to August 1957 in the region between Panama Viejo and Isla Chepillo. The October value only is for the intensity of anchovy spawning in the region from Isla Chepillo to Punta Mangle ($\bar{x}$ = Monthly mean).

Tabla 7. Intensidad del desove de las diversas especies de anchoas, de septiembre de 1956 a agosto de 1957, en la región comprendida entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo. El valor de octubre indica la intensidad del desove de las anchoas en la región comprendida entre la Isla Chepillo y Punta Mangle ($\bar{x}$ = media mensual).

Date / Fecha	No. of samples / No. de muestras	Mean No. of anchovy eggs per linear mile (all species) / No. promedio de huevos por milla linear (todas las especies)		Mean No. of anchoveta eggs per linear mile / No. promedio de huevos de anchoveta por milla linear		Mean No. of anchovy eggs per linear mile (excluding anchoveta) / No. promedio de huevos por milla linear (excluyendo los de anchoveta)		Percentage of anchoveta eggs / Porcentaje de huevos de anchoveta
20 Sep 56	18	80		0		80		0
17 Oct 56	22	113		74		39		65.5
14 Nov 56	39	3553		3327		226		
			$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =	
22 Nov 56	21	3332	4733	3315	4371	17	363	92.3
26 Nov 56	20	7315		6470		845		
5 Dec 56	26	9018		8830		188		
			$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =	
13 Dec 56	27	35071	15313	33071	14524	2000	789	94.8
19 Dec 56	35	1850		1672		178		
4 Jan 57	41	7746		76		7670		
			$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =		$\bar{x}$ =	
9 Jan 57	27	231	2689	1	26	230	2664	1.0
24 Jan 57	33	91		0		91		
18 Feb 57	24	19		0		19		0
March 57			no data					
11 Apr 57	30	21		0		21		0
14 May 57	30	54		0		54		0
June 57			no data					
9 Jul 57	30	39		0		39		0
28 Aug 57	30	41		0		41		0

IDENTIFICACION DEL HUEVO, HISTORIA DE LAS PRIMERAS ETAPAS DE VIDA Y AREAS DE DESOVE DE LA ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS* (Günther), EN EL GOLFO DE PANAMA

por

JOHN G. SIMPSON

RESUMEN

El huevo de la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), fué identificado en el Golfo de Panamá por su tamaño, diferencias en el período diario de desove, su abundancia en la temporada (de octubre a enero) y por su abundancia relativa. El huevo es pelágico, translúcido, oval y con dimensiones promedio de 1.166 mm. y 0.558 mm. para los ejes largo y corto, respectivamente. La membrana es lisa, el vitelo está francamente segmentado y no posee ningún glóbulo graso o pigmentación. El huevo de la anchoveta no se encontró en el plancton en el período comprendido entre mediados de enero y fines de septiembre de 1957; durante este lapso las gónadas estuvieron inactivas.

Solamente otro tipo de huevo de anchoas con dimensiones suficientemente parecidas como para crear cierta confusión se produce en el mismo período diario en que desovan las anchovetas; sin embargo, ese otro huevo es ligeramente más pequeño que el de la anchoveta.

Esta especie desova diariamente, de la 01:30 a las 04:30 horas, durante toda la época de desove. El desarrollo embrionario se completa en unas veinte horas a temperaturas de 25° a 30°C.

Los huevos planctónicos de esta especie fueron artificialmente desarrollados en el laboratorio, lográndose observar el crecimiento larval hasta las 96 horas después de la eclosión. El saco vitelino fué absorbido totalmente entre las 36 a las 42 horas de transcurrida la eclosión. A partir de este momento, el incremento en talla sufrió una cierta disminución a pesar de que los cambios anatómicos continuaron efectuándose normalmente. A las 48 horas de la eclosión, el cleitrum fué el primero en osificarse; transcurridas 96 horas este órgano era aún el único que mostraba ciertos signos de osificación.

Se obtuvieron medidas de varias proporciones del cuerpo de estas larvas, pero creemos que no sirven como caracteres para la diagnosis de las larvas de anchoveta porque dichas medidas pueden ser similares a las que se obtendrían en larvas de otras especies de anchoas.

Los huevos de la anchoveta próximos a la eclosión y las larvas con el saco vitelino aún adherido, fueron difíciles de encontrar en las aguas su-

perficiales muestreadas; esto probablemente indica que la eclosión se efectúa en aguas más profundas. Los estados postlarvales y los juveniles (de más de 35 mm. de longitud) son principalmente bentónicos. Las larvas y los estados juveniles de anchoas fueron obtenidos con redes de arrastre (otter trawl) y se localizaron más lejos de las orillas de la playa que los adultos.

La principal área de desove de la anchoveta se localizó entre la entrada del Canal de Panamá y Punta de Brujas, en una playa de unas 70 millas de longitud caracterizada por sus fondos fangosos (Figura 1). El desove tiene lugar sobre una estrecha faja costera de aguas poco profundas (hasta tres brazas). Posteriormente los huevos son empujados por las mareas y las corrientes y sufren una considerable dispersión a aguas más profundas hasta seis millas mar afuera.

La temporada de desove se extendió desde mediados de octubre de 1956 hasta mediados de enero de 1957; se caracterizó por un aumento en intensidad hasta alcanzar su clímax a mediados de diciembre, fecha a partir de la cual sufrió una disminución brusca. Durante el clímax de desove, el 90 por ciento de los huevecillos de anchoas encontrados en el plancton correspondían a los de la anchoveta.

En este trabajo presentamos algunos datos de las condiciones ambientales y su posible influencia en el ciclo reproductor de la anchoveta.

Se obtuvieron y muestrearon otros nueve tipos de huevos de anchoas además del huevo de la especie mencionada. Con excepción de una especie, el período diario de desove del resto de las anchoas fué diferente al de la anchoveta. Algunas de estas anchoas se reproducen durante todo el año pero, en conjunto, los índices de desove más altos se registran en las mismas épocas en que la anchoveta desova.

AGRADECIMIENTO

Es un verdadero placer reconocer mi agradecimiento al Dr. E. H. Ahlstrom del Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos, quien fué el primero en introducirme al estudio de las larvas y huevos de los peces y quien con su continuo interés y útiles consejos hizo más agradable y fácil mi trabajo.

INTRODUCCION

Entre los trabajos que la Comisión Interamericana del Atún Tropical está efectuando, ocupa papel principal el estudio del ciclo de vida de la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), que es la principal especie usada como carnada para la pesca del atún en el Océano Pacífico Oriental

Tropical. Dichos estudios se hacen con el objeto de disponer (cuando la conservación de los stocks sea necesaria, si es que lo es), de la suficiente información científica para asegurar el dictamen de medidas de conservación efectivas. En la actualidad, en ninguna de las diferentes localidades donde se captura carnada, los stocks están siendo explorados a niveles lo suficientemente altos como para necesitar reglamentaciones (Alverson y Shimada, 1958).

La anchoveta adulta es una especie pelágica que vive en aguas muy cerca de la costa, con una distribución discontinua entre México y el Perú. Los estudios basados en caracteres merísticos y morfométricos, han demostrado que las principales poblaciones a lo largo de la costa son independientes. Estas conclusiones son tentativas en algunos casos y necesitan ser confirmadas por experimentos de marcación (Howard, 1954; Berdegué, 1958).

Aparentemente el Golfo de Panamá es el centro de la distribución geográfica de las anchoas de la costa del Pacífico (Hildebrand, 1943; Peterson, 1956); en él se han registrado 20 especies diferentes, incluyendo la anchoveta (Tabla 1). Existe cierta controversia acerca de si algunas de estas especies aceptadas como válidas no son en realidad sinonimias; por ejemplo: *Anchovia macrolepidota* con *Anchovia rastralis; Anchoa tropica* con *Anchoa exigua,* y *Anchoa mundeoloides* con *Anchoa sp.* (Peterson, 1956). Algunas especies aún no registradas en el Golfo, probablemente lleguen a ser descubiertas en él; por ejemplo, *Anchoa ischana* ha sido registrada en el Golfo de Nicoya, Costa Rica, y en las Islas Galápagos, pero no en el Golfo de Panamá.

La población de anchoveta en el Golfo de Panamá es la base de una importante pesquería de carnada para el atún, siendo probablemente esta especie más abundante que todas las otras anchoas combinadas.

Estudios realizados por Howard y Landa (1958) indican que, en promedio, más del 90 por ciento de la población de la anchoveta del Golfo está compuesto por ejemplares en su primer año de vida (llegaron a esta conclusión mediante el estudio de muestras obtenidas de los barcos atuneros y aunque dicho muestreo es bastante selectivo, la conclusión es, a nuestro entender, probablemente correcta) y que dicha especie desova una sola vez entre los meses de octubre a enero. El mismo estudio demostró que la anchoveta alcanza la madurez sexual al final de su primer año de vida y que cada hembra expulsa probablemente una sola masa de huevos.

Hasta la fecha no se había efectuado ningún estudio de los estados larvales y embrionarios de la anchoveta. El presente trabajo se llevó a cabo con el objeto de identificar el huevo, de elucidar las primeras etapas de

vida y delimitar las áreas de desove de esta especie en el Golfo de Panamá. Creemos que estos datos pueden servir para proporcionar las bases de estudios posteriores que nos permitan determinar el éxito del desove anual de la especie, ya que un conocimiento periódico de la producción de huevos obtenidos, junto con los datos de fecundidad y proporción de sexos existentes, pueden servir para calcular anualmente las dimensiones de la población reproductora.

A lo largo de este trabajo, los términos "embrionario", "larval" y "juvenil" han sido usados conforme al criterio de Hubbs (1943). En todos los casos al emplear el término longitud nos referimos a la longitud total, excepto en la Tabla 1, en la que empleamos la longitud standard (la distancia entre la punta del hocico y el final del área plateada del pedúnculo caudal).

DETERMINACION DE LA TEMPORADA Y AREA DE MUESTREO

Antes de poder delimitar exactamente las áreas y épocas de reproducción, consideramos necesario tener una cierta idea sobre la distribución temporal y espacial del desove. Las siguientes consideraciones contribuyeron a la determinación de la estación y del área en la cual se llevaron a cabo las investigaciones durante los meses de septiembre de 1956 a enero de 1957.

1. Datos existentes

Los ejemplares de más de 80 mm. de longitud tienen hábitos francamente costeros. Su principal área de distribución comprende la cabecera del Golfo, desde Punta Chame y Punta de Brujas hasta las Bahías de San Miguel y Parita (Figura 1). Los registros obtenidos de los barcos atuneros y los informes locales, unidos a nuestras observaciones, nos indicaron que en dichas localidades la anchoveta tenía épocas de mayor abundancia precisamente durante los meses de abril a septiembre. A medida que se aproxima la época de desove de la especie, su abundancia parece disminuir. En efecto, durante el mes de septiembre y principios de octubre de 1956, es decir, antes de empezar el desove, los cardúmenes de anchoveta eran frecuentes a lo largo de una línea de costa de varias millas de longitud en la región entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo, y el espectáculo de varios cientos de pelícanos zambulléndose sobre ellas era relativamente común. Posteriormente, durante noviembre y diciembre, es decir en plena época de reproducción, los pelícanos, aunque presentes, no efectuaban sus típicas zambullidas. Esto podría explicarse como debido a que en esos meses la anchoveta ha adoptado el hábito de sumergirse a aguas más profundas.

2. La temporada de muestreo

A base de un estudio de las gónodas de anchovetas obtenidas en varias regiones del Golfo de 1951 a 1956, Howard y Landa (1958) demostraron que la anchoveta está sexualmente madura durante los meses de octubre a enero y que este período es bastante rígido año tras año. Estos autores han descrito en detalle el ciclo ovárico de la anchoveta, demostrando que a partir de los estados incipientes del desarrollo de las gónadas (en julio o agosto), estos órganos maduran muy rápidamente.

A partir de septiembre de 1956 se estudió periódicamente la madurez sexual de la anchoveta con base en los muestreos obtenidos en Bahía Parita, Punta Chame, Bahía Chorrera, Panamá Viejo, Isla Chepillo y Punta Mangle. A principios de noviembre se encontraron anchovetas sexualmente maduras cerca de Panamá Viejo, mientras que a mediados de noviembre, en esa misma región, se encontraron ejemplares que ya habían desovado.

3. El área de muestreo

Debido a la magnitud y a ciertas limitaciones topográficas, no se consideró práctico muestrear toda el área del Golfo, prefiriéndose muestrear intensamente un área seleccionada de antemano en la que con cierta seguridad se pudiese identificar el huevo de la anchoveta (página 542).

Para esto y debido a que el desove puede comprender un movimiento migratorio, fué necesario escoger un área en la que la anchoveta estuviese presente durante todo el año, o por lo menos durante los meses en que está sexualmente madura. Se vió que las Bahías de San Miguel y Parita abundaban en anchovetas durante los meses de abril y septiembre aunque, de antemano, basados en los estados de las gónadas, sabíamos que este período no corresponde al del desarrollo sexual y que incluso era factible pensar que la escasez de ejemplares después de septiembre podía ser explicada como debido a que las anchovetas emigraban hacia las verdaderas áreas reproductoras. Por el contrario, en la región entre Panamá Viejo y Punta Mangle, la anchoveta está presente a través de todo el año.

De septiembre a diciembre de 1955 se efectuaron muestreos planctónicos preliminares a lo largo de todo el Golfo, con el objeto de determinar la distribución aproximada de los huevos de anchoas. Se obtuvieron muestras de las aguas cercanas a la desembocadura del Río Anton, Isla Chepillo, Punta Chame, Punta de la Plata, Tocumen, Vique, Isla Grande, Isla Verde, Isla Melones, Isla Uravá y Ensenada de Garachiné. En varias localidades contiguas (Panamá Viejo, Tocumen, Isla Chepillo, Punta Mangle y Punta de la Plata), se obtuvieron huevecillos de un solo tipo similares en dimensiones a los huevos ováricos obtenidos de una anchoveta capturada en pleno

proceso de reproducción en Guaymas, Sonora, México (página 547). Esto parecía indicar que el acto reproductor se efectuaba en un área extensa y que los huevos planctónicos (que posteriormente fueron identificados como pertenecientes a la anchoveta) provenían de una especie abundante.

Las muestras de plancton obtenidas a través de todo el año en una estación hidrográfica situada a diez millas al sureste de la Isla Taboga no mostraron indicios de huevos o larvas de ninguna especie de anchoa.

Con base en lo anterior se descartó la posibilidad de muestrear áreas en las que las anchovetas no estaban presentes y se decidió seleccionar para los muestreos intensivos el área comprendida desde la entrada del Canal de Panamá hasta Punta Mangle (Figura 1).

MATERIALES Y METODOS

1. Materiales

El material en que está basado este trabajo se obtuvo primariamente durante un muestreo intensivo efectuado en el Golfo de Panamá del 20 de septiembre de 1956 al 24 de enero de 1957. Otras muestras utilizadas fueron obtenidas en la misma región durante los meses de septiembre de 1955 a agosto de 1956 y de noviembre a diciembre de 1957. Usamos también material obtenido en la Bahía de Guaymas, Sonora, México, en agosto de 1956.

Durante la temporada 1956-57 de desove de la anchoveta, se obtuvieron 933 muestras de plancton, sobre todo en la zona costera entre la entrada del Canal de Panamá hasta Punta Mangle; éstas y 150 muestras más recolectadas de febrero a septiembre de 1957, es decir cuando las gónadas estaban inactivas, constituyen el material básico de este estudio. En noviembre y diciembre de 1957 se efectuaron viajes para determinar el índice del desove en otras áreas diferentes a las seleccionadas para los muestreos intensivos efectuados en años anteriores. Las Figuras 4 a 33, basadas en 820 muestras, ilustran con claridad los asuntos discutidos en el texto. El resto de los viajes efectuados y sus itinerarios fueron omitidos de las figuras por razones de economía y porque las expediciones tuvieron un carácter exploratorio; los resultados, aunque concordantes con las conclusiones generales, eran demasiado esporádicos.

2. Métodos

La mayoría de las muestras se obtuvieron con el barco de investigaciones de la Comisión (un barco para la pesca de albacora, de 40 pies, convertido), mediante una red para plancton de malla 40XXX en la base y 56XXX en el fondo de la bolsa; esta red de forma circular, de medio metro, fué arrastrada a velocidades de 3 a 6 nudos.

Habiéndose observado en el laboratorio que los huevos de las anchoas flotaban en o cerca de la superficie del agua, se decidió que para obtener mejores estimaciones de la abundancia de huevos en el mar, los arrastres debían ser cerca de la superficie. (Esto tiene gran importancia puesto que la abundancia relativa en un tiempo dado es uno de los criterios usados para identificar el huevo de la anchoveta).

Los muestreos se hicieron en línea ininterrumpida con el objeto de averiguar si el desove de la especie se efectuaba en un área continua o en manchas discontinuas. El muestreo se efectuó con un curso zigzagueante de la costa hacia mar afuera y viceversa. Cada arrastre tuvo una duración de 15 minutos (ver Figuras 4 a 33). Se efectuaron algunos arrastres oblicuos del fondo a la superficie, habiéndose visto que eran menos productivos que los efectuados horizontalmente en las capas superiores. El barco se detenía al final de cada arrastre y el plancton recogido era preservado en una solución "buffer" de formalina al 4 por ciento. La mayoría de los muestreos fueron efectuados a profundidades entre una y seis brazas del fondo, aunque algunos se hicieron más cerca de la playa, mediante el uso de un pequeño bote con un motor fuera de borda (Figuras 7, 10, 15, 18 y 19).

Ocasionalmente y en todas las velocidades del arrastre obtuvimos huevecillos destruídos o dañados en varias etapas del desarrollo embrionario. Se observó, sin embargo, que estas destrucciones eran más frecuentes en aquellos huevos en los que aún no se había efectuado el cierre del blastoporo, probablemente porque en esa fase el vitelo tiene fácil salida a través del blastoporo. Observaciones similares han sido hechas por Rollefsen (1930) en los huevecillos de bacalao en el Mar del Norte, donde el daño se atribuye a la agitación de los huevos en la red. Rollefsen sugiere que una de las principales causas de mortalidad de los huevos de las especies del Mar del Norte durante los meses de invierno, puede ser la agitación de los huevos pelágicos en las capas superiores del mar debido a las frecuentes tormentas.

El Golfo de Panamá casi siempre estuvo calmado durante nuestros muestreos y es probable que la destrucción de los huevecillos fuese debida a las velocidades con que se arrastraba la red. Se observó que, generalmente, los huevos no sufrían daño alguno cuando la red se arrastraba a 4 nudos, o menos.

IDENTIFICACION DEL HUEVO DE LA ANCHOVETA

1. Datos existentes

Durante el curso de las investigaciones sobre las primeras etapas de la vida de la anchoveta, se obtuvieron otras especies de anchoas con el objeto

de examinar las gónodas y determinar cuál especie desovaba al mismo tiempo que la anchoveta. Las muestras fueron obtenidas con atarrayas y redes de arrastre (otter trawl) en la región entre Punta Chame y Punta Mangle, pero las recolecciones no fueron intensivas como lo indica el hecho de que de 20 especies de anchoas registradas en el Golfo, solamente se obtuvieron muestras de 10 (Tabla 1). En estas recolecciones obtuvimos ejemplares en estado de madurez sexual de: *Anchovia macrolepidota, Anchoa starksi, Anchoa curta, Anchoa naso, Anchoa panamensis, Anchoa sp.* y *Anchoviella balboae*. Las muestras más abundantes fueron obtenidas de diciembre de 1956 a enero de 1957 en las cercanías de los estuarios de los ríos Juan Díaz, Tapia, Chico y Pacora.

Indudablemente las otras especies no fueron obtenidas porque se localizan en otras áreas y no en la región entre Punta Chame y Punta Mangle; por ejemplo, Meek y Hildebrand (1923) registraron *Anchoa arenicola* solamente en ambientes de fondos arenosos como Taboga, Punta Chame, Isla Naos y Balboa. Así mismo *Anchoa eigenmannia* ha sido recolectada únicamente en ciertas islas del Golfo.

La presencia de 10 tipos de huevos de anchoas en el plancton y la similar madurez de las gónadas de las especies antes mencionadas, demostró que varias de ellas desovan en la misma época que la anchoveta.

2. El problema

En teoría, el problema de identificar el huevo planctónico de la anchoveta consistía en distinguirlo de los expulsados por las otras 19 especies de anchoas registradas en el Golfo. En la práctica, el problema se redujo a identificar uno de los 10 tipos de huevos de anchoas encontrados en el plancton, ya que jamás, en los numerosos viajes efectuados entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo, de febrero a septiembre de 1957, encontramos igual número de tipos de huevos que de anchoas registradas.

3. Métodos de identificación de los huevos de los peces

(a) Fertilización artificial

El método más directo para identificar los huevos de los peces es la fertilización artificial. Con los datos así obtenidos se puede identificar más fácilmente el huevo planctónico.

En los clupeidos ha sido difícil obtener ejemplares en pleno proceso de reproducción, por lo que la fertilización artificial pocas veces ha sido factible. Clarke (1934) menciona que en once años de muestrear las capturas comerciales de la sardina del Pacífico, *Sardinops caerulea*, solamente se

obtuvieron 39 hembras en pleno proceso de reproducción. Bolin (1936) tuvo dificultades similares con *Engraulis mordax*. Delsman (1929, 1930) logró identificar varios huevos de anchoas indonésicas, pero sin intentar la fertilización artificial. Hildebrand y Cable (1930) no lograron obtener en Beaufort, Carolina del Norte, ejemplares totalmente maduros de *Anchoa mitchilli* y *Anchoviella epsetus*.

En el Golfo de Panamá no pudimos obtener ejemplares en proceso reproductor debido probablemente a que este fenómeno dura muy poco tiempo (ver nota al pie de la página 560). La transformación de los huevos ováricos de aspecto opaco al huevo transparente totalmente maduro, probablemente sucede muy rápidamente y justo antes de la expulsión. Sin embargo, el 9 de enero de 1957, a las 20:30 horas y con redes de arrastre, en las vecindades del Río Tapia, se obtuvieron ejemplares de *Anchoa curta* con huevos ováricos transparentes muy semejantes a huevos planctónicos (Tabla 1). Varias especies de anchoas desovan en esas fechas y horas, por lo que esos ejemplares de *A. curta* indudablemente estaban a punto de desovar.

Los últimos cambios que se producen en el desarrollo del huevo ovárico consisten en la absorción del agua por el vitelo y la formación de gránulos mayores, menos densos y translúcidos. Fueron infructuosas las pruebas efectuadas por nosotros para averiguar si los huevos ováricos se hinchan al contacto con el agua de mar.

El comportamiento de los peces en la época de reproducción es ya de por sí un problema complejo. Es posible que exista un mecanismo ecológico que haga a las especies menos propensas a ser capturadas en esa época.

El 15 de agosto de 1956, en Guaymas, Sonora, México, siendo las 23:00 horas, se pescó con atarraya una anchoveta con indicios de haber estado en pleno proceso de reproducción. Los huevos exprimidos de este ejemplar eran muy similares en apariencia a los planctónicos de las anchoas. Varios intentos de fertilización artificial fueron infructuosos. En la Figura 2c se presentan las características de estos huevos; es fácil ver que tanto la longitud como la anchura están, en apariencia, normalmente distribuídas. (Este hecho es importante, pues nos sirvió para diferenciar los varios tipos de huevos muestreados en el plancton).

Un tipo de huevo similar en forma pero de tamaño ligeramente mayor, fué obtenido con mayor frecuencia que ningún otro tipo de huevo de anchoa en el plancton del Golfo de Panamá (página 559). Las pequeñas diferencias de tamaño existentes entre el huevo de Guaymas y el huevo de Panamá (Figura 2c) podrían ser atribuídas a que los huevos ováricos del ejemplar de Guaymas aún no habían alcanzado su desarrollo total. Además,

debido a que las poblaciones de anchoveta de las distintas localidades entre México y Perú han sido consideradas como independientes (Howard, 1954; Berdegué, 1958), las diferencias en el tamaño del huevo bien podrían ser genéticas. Las condiciones ambientales predominantes en localidades diferentes del área de distribución de una especie pueden llegar a producir diferencias en el tamaño del huevo. Al respecto, Delsman (1931) informó que el tamaño del huevo de un escómbrido, (*Cybium guttatum*), varía en relación inversa a la salinidad.

Se efectuó un experimento con el objeto de preservar anchovetas en cautividad hasta que alcanzasen la madurez sexual. Una muestra de unos 200 ejemplares fué mantenida en un vivero durante noviembre y diciembre de 1956 en la Isla Taboga. Al principiar el experimento los ejemplares tenían gónadas de 5 a 7 mm. de anchura. Semanalmente y a lo largo de los dos meses se examinaron sub-muestras que mostraron que paulatinamente las gónadas fueron reabsorbiéndose. Finalmente los ejemplares restantes murieron en estado de inanición. En vista de que cerca de la Isla Taboga no se han encontrado nunca anchovetas adultas, probablemente si se colocara el vivero en localidades más apropiadas podrían obtenerse mejores resultados con este experimento.

(b) Examen de huevos ováricos

El examen de los huevos ováricos (a menos que los ejemplares estén en pleno proceso de reproducción), proporciona únicamente ideas generales acerca de las características a esperar en los huevos planctónicos. Sin embargo, puede proporcionar informaciones definitivas en aquellos casos en que los huevos ováricos de una cierta especie tienen cierta característica no compartida por los otros huevos planctónicos de los que se les quiere diferenciar (por ejemplo un glóbulo graso). Con las anchoas del Golfo no tuvimos esa suerte. La variación en la forma del huevo planctónico fué efectiva únicamente entre los huevos maduros de *Anchoviella balboae* y *Anchoa sp.* respecto a los huevos de la anchoveta (Tabla 1). Tres especies de anchoas existentes en el Golfo de Nicoya, Costa Rica, (*Anchoa naso, Lycengraulis poeyi* y *Anchoa spinifer*) poseen huevos ováricos que en las primeras fases de ovulación son redondos (Peterson, 1956). Sin embargo, esto no quiere decir que los huevos ya maduros tengan necesariamente la misma forma, puesto que conforme avanza el desarrollo el huevo puede variar de forma hasta volverse totalmente ovalado. Esto ha sido comprobado con el huevo ovárico de *Anchoa naso* (Tabla 1). En el plancton del Golfo de Panamá no obtuvimos ningún tipo de huevo redondo, aunque sí obtuvimos dos tipos de forma muy ligeramente ovalada tendiendo a redonda y conteniendo corpúsculos vitelinos redondos (Figuras 3a, A. y 3b, D).

Las gónadas de la anchoveta no son visibles sino hasta los meses de julio o agosto, a partir de los cuales se desarrollan muy rápidamente. En octubre de 1956 se muestrearon anchovetas con gónadas de 8 mm. de espesor que contenían huevos no maduros todavía. La longitud de los mismos estaba distribuída bimodalmente y las del modo mayor tenían una longitud media de 0.60 mm. Howard y Landa (1958) encontraron un tamaño máximo de 0.89 mm. en los modos superiores de los huevecillos por ellos medidos; estos autores concluyen que los huevecillos en los modos inferiores son posteriormente reabsorbidos.

(c) Abundancia de los distintos tipos de huevos con relación a la abundancia de anchoas adultas

En virtud de que ninguno de los métodos mencionados anteriormente proporcionó la absoluta seguridad de haber identificado el huevo de la anchoveta, se pensó en relacionar su abundancia con la presencia o ausencia de anchovetas adultas en el lugar. Supusimos que por ser esta especie la más abundante en el Golfo, sería la que desovase mayor número de huevos entre los meses de octubre a enero. Esta suposición sería falsa en caso de existir otra especie que, aunque no tan numerosa como la anchoveta, tuviese una mayor fecundidad.

Como no había ningún dato acerca de la fecundidad relativa de las diferentes especies de anchoas del Golfo, hicimos exámenes ligeros de varias de ellas, a saber: *Anchoa macrolepidota, Anchoviella balboae, Anchoa naso* y *Anchoa starksi*. Las dos primeras y la anchoveta tienen aproximadamente el mismo índice de "tamaño del huevo en relación al tamaño de la gónoda" y, por lo tanto, tienen probablemente fecundidades similares. En *Anchoa naso* y *Anchoa starksi* dicho índice es mayor, lo que indica que estas especies son relativamente menos fecundas que la anchoveta.

Para distinguir el tipo de huevo más abundante se utilizaron las siguientes características:

(i) Características usadas para la identificación de los huevos planctónicos en los peces

Corteza
- (i) Dimensiones
- (ii) Forma
  - (a) Redondo
  - (b) Ovalado
- (iii) Número de membranas
- (iv) Superficie de la corteza, por ejemplo: lisa, esculpida, pustulada, reticulada, etc.

Vitelo
- (i) Dimensiones
- (ii) Forma
- (iii) Propiedades ópticas
  - (a) Transparencia
  - (b) Translucidez
  - (c) Opalescencia
- (iv) Tipo de segmentación
  - (a) Nulo
  - (b) Parcial
  - (c) Marcado

Glóbulos grasos
- (i) Número
- (ii) Tamaño
- (iii) Posición

Pigmentación
- (i) Del embrión
- (ii) Del glóbulo graso
- (iii) Del vitelo

Número de Miotomos

Durante el desarrollo embrionario las características usadas como diagnosis aparecen en las distintas fases en que arbitrariamente podemos dividir dicho desarrollo. Las tres fases usadas para describir el desarrollo embrionario en la anchoveta son las mismas que las usadas por Ahlstrom y Counts (1955) para la merluza del Pacífico, *Merluccius productus*:

Fase primaria: Desde la fertilización hasta el cierre del blastoporo
Fase media: Desde el cierre del blastoporo hasta que la cola se separa y se curva lateralmente al eje del embrión
Fase final: Desde el final de la etapa media hasta la eclosión.

Durante la fase primaria del desarrollo las características utilizables se limitan a:

(i) Tamaño y forma de la corteza
(ii) Número de membranas ovulares
(iii) Número y tamaño de los glóbulos grasos
(iv) Dimensiones del espacio perivitelino
(v) Propiedades ópticas y textura del vitelo.

La mayoría de las características de la fase primaria se aplican también a la fase media, así como la pigmentación cuando ésta se presenta y la posición del embrión y del glóbulo graso.

En la fase final, además de la mayoría de las características de las fases

primaria y media, se usa también el número de miotomos, el tamaño del pliegue caudal, la longitud del tracto digestivo y las dimensiones del vitelo.

(1) Características usadas para la identificación del huevo de la anchoveta

Los estudios efectuados por Delsman (1929, 1931) en las anchoas de Indonesia, demuestran que los huevos varían en su dimensión y en su forma (de redondos a ovalados) y que estas características pueden servir para su identificación. En el Golfo de Panamá los huevos de anchoas presentaban cierta variación en su forma y dimensiones (Figuras 3a y 3b). Además del de la anchoveta, se obtuvieron nueve tipos de huevos de anchoas todos ovalados, no pigmentados y con el vitelo francamente segmentado. En vista de que la separación de los distintos tipos a base exclusivamente de las dimensiones hubiera sido laboriosa y ocasionaría mucha demora, se intentó primeramente utilizar el método más directo de separarlos a base de las diferencias anatómicas presentadas.

A excepción del huevo tipo J (Figura 3b), que tiene una doble membrana, todos los demás huevos obtenidos tienen una membrana única y sin esculpir. No estamos muy seguros de que el huevo J puede ser atribuído a un Engráulido, aunque lo hemos incluído provisionalmente, ya que solamente obtuvimos una muestra que contenía 23 huevos de este tipo. La longitud y la anchura promedio fueron de 1.377 mm. y 0.845 mm., respectivamente. La aparente divergencia de la forma normal no debe causarnos extrañeza ya que se ha observado que especies cercanas pueden expulsar al mismo tiempo huevos anatómicamente diferentes. Por ejemplo, el género *Vinciguerria* incluye cuatro especies, dos de las cuales *V. poweriae* y *V. attenuata* tienen huevos con una sola membrana, mientras que *V. lucetia* y *V. nimbaria* reproducen huevos con membranas dobles (Ahlstrom y Counts, 1958). Esto también se ha observado en varias especies indonésicas del género *Stolephorus* que tienen huevos con un glóbulo graso mientras que otras no lo tienen (Delsman, 1931). Ninguna de las anchoas muestreadas en el Golfo tenía glóbulo graso.

La segmentación del vitelo está considerada como una característica primitiva común a los peces Isospondílidos como los Engráulidos. La variación en la forma, tamaño y propiedades ópticas de las granulaciones vitelínicas no fueron de gran ayuda para la identificación de los huevos obtenidos en Panamá, a excepción hecha del tipo E (Figura 3a), en el que el vitelo era de gránulos más finos.

En la mayoría de los huevos de los peces aparecen pigmentos antes de la eclosión. Raffaele (1888) registró en la anchoa europea, *Engraulis*

encrasicholus, pequeños melanóforos a lo largo del dorso del huevo formados al tiempo de eclosión.

Orton (1955) recomienda el uso de formalina al 10 por ciento como preservativo de los huevos y larvas de los peces, ya que a menor concentración la formalina no retiene los melanóforos. Para averiguar si el preservativo usado por nosotros (formalina "buffer" al 4 por ciento) había destruído algunos pigmentos que podían haber sido característicos, preservamos algunas de nuestras muestras en formalina al 10 por ciento. Asimismo examinamos huevos vivos de varias especies de anchoas con el objeto de ver si algún pigmento de valor taxonómico había sido destruído. En ambos casos no apareció ningún pigmento.

Los pigmentos en los peces son generalmente amarillos y han sido observados en embriones vivos de la merluza del Pacífico (Ahlstrom y Counts, 1955) y en larvas de *Stolephorus* de 18 a 24 mm. de longitud (Delsman, 1929).

A pesar de no ser fácil contarlos, el número de miotomos en las distintas fases del desarrollo puede ser útil para la diagnosis de los huevos. Las anchoas del Golfo tienen una amplitud de variación de 39 a 46 vértebras (que corresponden al número de miotomos). Trece de las veinte especies tienen distribuciones que traslapan las de la anchoveta, por lo que esta característica no tiene ninguna utilidad.

(2) Características primarias adoptadas - dimensiones

Como no existen características anatómicas que pueden ser fácilmente usadas para la identificación de los huevos de las distintas anchoas, utilizamos las diferencias en tamaños. Todos los tipos de huevos encontrados fueron de forma ovalada (Figuras 3a y 3b), por lo que se usaron las medidas del eje mayor y del menor. Ambas fueron obtenidas con el micrómetro ocular (una división del micrómetro = 0.0170 mm.) adaptado a un microscopio binocular con una amplificación de 27 diámetros. Al principio, además de las medidas del huevo, se tomó la longitud del embrión y la anchura del saco vitelino. Posteriormente se encontró que estas dos medidas sufren gran variación en los distintos estados de desarrollo, por lo que proporcionan poca información. Sin embargo, sirvieron para corroborar diferencias en las dimensiones del huevo de una especie a otra. Los huevos medidos en las fases primaria, media y final del desarrollo embrionario, tienen las mismas dimensiones, lo que indica que a lo largo del desarrollo no se habían producido aumentos en el tamaño del huevo.

La longitud y anchura de la mayoría de los huevos de los peces están aproximadamente distribuídas con normalidad. Se investigó la normalidad

de las distribuciones de los huevos planctónicos de las distintas especies de anchoas midiendo al azar 500 huevos de cada una de las varias muestras homogéneas y abundantes; para el análisis se usó el método de Ji-cuadrado (X^2). En todos los casos, al nivel de probabilidad de 0.05, se obtuvo evidencia de que la curva asumida era correcta. Cada distribución de frecuencias fué considerada como perteneciente a una especie particular (*vide infra*). También se investigó la normalidad de las distribuciones de frecuencias de longitudes de los huevos ováricos obtenidos de una anchoveta en pleno proceso de reproducción en Guaymas, México, llegándose a la conclusión de que estaban aproximadamente distribuídas con normalidad.

Se tomaron medidas de la longitud y anchura de muchos miles de huevos planctónicos de anchoas y se encontró que una distribución de frecuencias (Tabla 2) se mantuvo marcadamente predominante durante el período en que la población de anchovetas alcanza la madurez sexual, por lo cual se atribuyó provisionalmente a la anchoveta y, desde entonces, este tipo de huevo de distribución predominante ha sido considerado como proveniente de esta especie.

Para caracterizar las dimensiones de los huevos de varias especies de anchoas, se utilizó el método del papel de probabilidad descrito por Harding (1949) y Cassie (1950, 1954) para separar los componentes de las distribuciones de frecuencias polimodales. Este método fué particularmente útil en la separación de muestras que contenían huevos de los tipos A, C y de anchoveta (Figura 2a y Tabla 3). Otro método usado para la separación de los distintos tipos de huevos fué el de comparar los valores individuales de longitud del huevo contra los valores de anchura del mismo. Las distribuciones de longitudes y anchuras correspondientes a diversos tipos de huevos se separaban en las coordenadas. En la mayoría de las muestras, el huevo identificado como de anchoveta era francamente predominante y en algunos casos el único existente (Figuras 4b a 19b).

El huevo designado como tipo B (Figura 2a y Tabla 3) tiene dimensiones que traslapan suficientemente a los de la anchoveta como para no poder separarlos mediante el método del papel de probabilidad y el de la comparación de los valores individuales de la longitud contra la anchura.

La mayoría de las longitudes medias de los huevos de anchoveta obtenidos de muestras homogéneas de 50 ó más huevos, midieron de 67 a 70 divisiones del micrómetro (1.139 a 1.190 mm.). El error standard de la gran media, obtenida con las medias de estas muestras, fué de $\pm$ 0.93 divisiones micrométricas. En estas medias de las muestras, los límites fiduciales al nivel del 99 por ciento fueron de 68.5 $\pm$ 2.8 divisiones, con una amplitud de 65.7 a 71.3.

Sobre esta base se eligió el límite inferior de 66 divisiones (1.122 mm.) para una muestra media, a fin de separar las muestras de huevos de anchoveta de las del tipo B. La elección del límite superior no es muy importante porque las muestras medias del huevo tipo C no traslapan las de la anchoveta (Tabla 3); más aún, estos tipos de huevos son expulsados durante diferentes períodos diarios (página 555). La dimensión longitudinal se usó con preferencia a la de la anchura, porque las dos distribuciones de la anchura se traslapaban casi completamente. Las estadísticas correspondientes al huevo tipo B, basadas en la división antes mencionada, aparecen en la Figura 2a y en la Tabla 3; la longitud y la anchura medias son 1.112 mm. y 0.534 mm., respectivamente.

Se computaron longitudes y anchuras de 22,377 huevos provenientes de 271 muestras (*vide supra*) agrupadas en distribuciones de frecuencia asignadas como de anchoveta (Figura 2a y Tabla 3). Las muestras incluídas en estos cómputos tuvieron longitudes medias de 66 a 70.9 divisiones micrométricas (1.122 a 1.205 mm.) y la distribución combinada resultó normal. Con base en estas distribuciones podemos calcular que la longitud y anchura media del huevo de la anchoveta es de 1.166 y 0.558 mm. con amplitudes de variación de 0.986 a 1.360 mm. para la longitud y 0.493 a 0.663 mm. para la anchura.

Agrupando las medias del huevo de la anchoveta y del huevo tipo B se computaron también las distribuciones de frecuencia de longitud resultantes. Se trató de investigar, mediante el método del papel de probabilidad la bimodalidad de esta distribución, pero debido al marcado traslapo de la distribución de longitudes de estos dos tipos de huevos no fué posible hallar un punto de inflexión suficientemente claro como para aplicar dicho método. Para corroborar esto se combinaron muestras individuales de ambos tipos de huevos pero nuevamente fué difícil seleccionar puntos de inflexión. Sin embargo, en esta nueva selección sí se encontraron indicios de un segundo modo.

Sólo unas cuantas muestras agrupaban huevos del tipo B y casi siempre se obtuvieron durante la fase inicial de la temporada de desove, especialmente del 19 al 26 de noviembre de 1956 (Figura 9b). El huevo tipo B fué tan escaso que aún incluyéndolo con los de la anchoveta no se introduce un error suficientemente significativo como para influir en las estimaciones de abundancia.

En la Tabla 2 se han presentado las estadísticas de 162 muestras en las que se midieron un mínimo de 50 huevos de anchoveta. Las variaciones de longitud y anchura medias de estas muestras fueron de 1.222 a 1.205 mm. y de 0.530 a 0.578, respectivamente. Podemos concluir que a pesar de las numerosas variables que pueden ocasionar cambios en el tamaño del

huevo, los de la anchoveta son de tamaños francamente uniformes. Las posiciones exactas en las que fueron obtenidas las distintas muestras pueden ser localizadas relacionando el número de la muestra presentado en la Tabla 2 con su equivalente en las Figuras 4a a 22a.

Las distribuciones de frecuencias de longitudes y anchuras del huevo de la anchoveta son unimodales. Distribuciones similares podrían ser reproducidas con medidas similares obtenidas en los huevos provenientes de más de una especie, pero para que esta unimodalidad se conserve sería menester que las distribuciones de dichas dimensiones fuesen idénticas y, además, que esos tipos de huevos hubiesen sido todos producidos exactamente en el mismo período diario. Coincidencias de esta clase son poco probables.

La definición de la distribución de frecuencias que describe cada tipo de huevo fué simplificada mediante la selección de muestras homogéneas. Como ya dijimos, se identificaron diez tipos diferentes de huevos de anchoas (excluyendo el tipo J) (Tabla 3 y página 546) y los histogramas en las Figuras 2a, 2b y 2c han sido construídos a base de las dimensiones de los huevos del grupo de muestras homogéneas. Los dibujos de los huevos de diferentes tipos (Figuras 3a y 3b) se han hecho a base de huevos cuyas dimensiones se acercan a los promedios de las diferentes distribuciones de frecuencia que corresponden a cada tipo.

Las distribuciones de frecuencias de longitud y anchura en cada tipo han sido presentadas en la Figura 2 y las estadísticas correspondientes en la Tabla 3. Solamente los tipos A, B y C son suficientemente parecidos al huevo de la anchoveta como para que se requiera un examen detallado para su separación. Hay un traslapo en las dimensiones de ciertos tipos de huevos (Figuras 2a, 2b y 2c) que hace imposible la extracción precisa en el papel de probabilidades de las distintas distribuciones. Sin embargo, los componentes de distribuciones de frecuencias polimodales obtenidos de muestras heterogéneas y abundantes en huevos son fáciles de extraer en aquellos casos en que el grado del traslapo no es muy extenso. En dichos casos los puntos de inversión en el papel de probabilidad son definitivos.

(3) Comparación de los períodos diarios de desove

Las especies de anchoas que desovan durante la misma época que la anchoveta, tienen diversos períodos diarios de desove (Tabla 4). Con excepción de la especie representada por el huevo tipo B, los períodos diarios de las demás especies son diferentes al de la anchoveta y, por lo tanto, a una hora determinada existen diferencias entre el estado de desarrollo del huevo de la anchoveta y el de las otras especies. Las diferencias persisten a través de todo el período embrionario, pero son más fáciles de

distinguir durante las fases inicial y media del desarrollo y estas diferencias pueden ser usadas para diferenciar los huevos tipos A y C que son expulsados varias horas antes que los de la anchoveta.

Las diferencias en el estado de desarrollo a una hora determinada no están relacionadas con la velocidad del desarrollo puesto que huevos en la fase de una célula, pertenecientes a otras anchoas, se encuentran en el plancton a hora más temprana que los de la anchoveta (Tabla 4). Todos los huevos muestreados tenían velocidades de desarrollo parecidas. El período de incubación duró unas veinte horas (página 562). Durante las horas en que las otras especies de anchoas desovan (excluyendo el tipo B), no se encontraron en el plancton huevos de anchovetas en las primeras fases de desarrollo. Cuando se encontraron huevos de anchoas junto con los de la anchoveta, estos últimos se hallaban en las fases finales del desarrollo ya cerca de la eclosión, lo que indicaba que eran huevecillos que habían sido expulsados la noche anterior. Aproximadamente de las 21:00 a las 01:30 horas, las aguas superficiales están casi desprovistas de huevos de anchoveta. Cuando esta especie desova (de la 01:30 a las 04:30 horas), los huevos de otras especies han alcanzado ya la fase en la que el labio del blastoporo ha avanzado sobre el vitelo. Bastaría esta característica para distinguirlos y separarlos fácilmente. Las diferencias entre los períodos diarios de desove de la anchoveta y los de otras especies fueron fáciles de apreciar en una muestra obtenida a las 10:30 horas que contenía huevos de los tipos A, D, y G, los que habían alcanzado las últimas fases del desarrollo embrionario, mientras que los de la anchoveta tenían el blastoporo aún sin cerrar

Las dimensiones y estado de desarrollo del huevo de la anchoveta son características para el diagnóstico. Con excepción del huevo tipo B, esas características sirven para distinguir generalmente los huevos de esta especie.

(d) Distribución por temporada y abundancia del huevo de la anchoveta

Durante agosto y septiembre de 1956 se obtuvieron muestras de plancton en varias localidades a lo largo del Golfo, inclusive en la región desde la entrada del Canal de Panamá hasta Punta Mangle. En esa época la anchoveta aún no estaba sexualmente madura y los huevos en el plancton (tipos A, D, F, G y H) podían fácilmente distinguirse de los de la especie estudiada.

Desde febrero hasta septiembre de 1957 se efectuaron viajes mensuales cubriendo la región entre Panamá Viejo y la Isla Chepillo; en cada uno de estos viajes, que se efectuaron siguiendo siempre el mismo curso, se tomaron treinta muestras de plancton. Los resultados demuestran que las dis-

tintas anchoas sufrieron una reducción en su índice de reproducción durante este período (Figura 39) y que, a partir de mediados de enero hasta fines de septiembre de 1957, no existían huevos de anchoveta en el plancton.

En algunos peces se ha visto que, además de un período intensivo de reproducción, tienen épocas de desove de menor intensidad a través de todo el año; por ejemplo, la merluza del Pacífico (Ahlstrom y Kramer, 1957). Sin embargo, esto no sucede con la anchoveta del Golfo de Panamá, pues fuera de los meses de octubre a enero no pudimos encontrar ni anchovetas maduras ni huevos de esta especie.

En mayo de 1957 se encontraron huevos designados como tipo C, similares a los de la anchoveta pero diferentes por el estado de desarrollo alcanzado a una hora determinada (Figura 2a y Tabla 3).

Con el objeto de determinar la abundancia estacional del huevo de la anchoveta, en cada muestra fue necesario obtener estimaciones del número total de huevos y el porcentaje de ellos correspondiente a la anchoveta.

(i) Estimación del número de huevos en cada muestra

Se utilizaron dos métodos para estimar el número de huevos de anchoas en las muestras de plancton obtenidas. Al principio, en las muestras que contenían aproximadamente mil huevos, se separaban y contaban todos los que correspondían a anchoas. Más adelante y con el objeto de facilitar el trabajo, este método se usó solamente en las muestras que contenían aproximadamente quinientos huevos. Aquellas muestras que tenían más de esta cantidad fueron tratadas de la siguiente manera: se midió en una probeta el volumen total del plancton y formalina, V; este volumen se depositó en un vaso de precipitados y se mezcló uniformemente mediante un "Magmix" (Mezclador magnético) y se recogieron tres submuestras de 1 c.c. cada una. Cada submuestra fué colocada en un vaso plástico, oblongo, en cuyo fondo se había dibujado una cuadrícula con "S" cuadrados. Se les agregó formalina para extenderlos sobre la cuadrícula. En cada una de las submuestras se contó el número de huevos en X cuadrados, obteniéndose cuentas totales de N_1, N_2 y N_3. El número de cuadrados contados, X, varía inversamente con la abundancia de huevos en la muestra; es decir, a mayor abundancia menos cuadrados contados. Los cuadrados se numeraron en orden progresivo de uno a cuarenta y cinco; los que debían ser usados para contar los huevos de cada submuestra fueron seleccionados al azar, tomando un número de una caja en la que se habían depositado billetes con números del uno al cuarenta y cinco. La estimación del número de huevos en la muestra, E, se obtuvo mediante la fórmula $E = VS\ (N_1 + N_2 + N_3)/3X$.

De los dos métodos detallados anteriormente, el primero es más exacto puesto que se cuentan todos y cada uno de los huevos en la muestra. El segundo método proporciona resultados aceptables y muy aproximados, como lo demuestra que una serie de estimaciones obtenidas en una muestra en la que se habían contado previamente todos los huevos en ella existentes, proporcionaron resultados que muy raramente se apartaron un 10 por ciento del valor verdadero. En los dos métodos empleados se incluyeron siempre todos los huevos de anchoas independientemente del tipo de que se tratase.

Puesto que la red de plancton no fué arrastrada siempre a la misma velocidad, el número de huevos en cada muestra se estandarizó para representar el número de huevos de anchoas de todos los tipos por milla náutica lineal.

(ii) Estimación del porcentaje de huevos de anchoveta en cada muestra

Esta estimación (Figuras 4b a 23b) fué obtenida midiendo al azar 100, 250 ó 500 huevos de cada muestra, dependiendo el número del grado de homogeneidad de la muestra. Teniendo en cuenta las distribuciones de frecuencias de longitudes y anchuras resultantes, el estado de desarrollo de los huevos y la hora de captura, se obtuvo fácilmente una estimación del porcentaje de huevos de anchoveta que contenía cada muestra. La mayoría de las mismas contenía un porcentaje muy elevado de huevos de esta especie, por lo que el proceso fué sencillo y se pudieron emplear muestras con únicamente 100 huevos. Las muestras que contenían tres o cuatro tipos de huevos en las últimas fases del desarrollo requerían submuestras de 250 a 500 huevos y el porcentaje de los correspondientes a la anchoveta tuvo que ser calculado mediante el método del papel de probabilidad.

En las Figuras 4 a 23 se han ilustrado las distribuciones espaciales y la abundancia de todos los tipos de huevos de anchoas a lo largo de la temporada reproductora, así como el porcentaje de los correspondientes a la anchoveta en cada muestra obtenida en la zona entre el Canal de Panamá y Punta Mangle. Desde mediados de noviembre hasta la tercera semana de diciembre de 1956, el tipo de huevo considerado por nosotros como de anchoveta fué el más abundante (Figuras 6b y 19b). En el clímax de la temporada de reproducción de la anchoveta, es decir en la segunda semana de diciembre de 1956 (Figura 38), por medio de arrastres sucesivos a lo largo de la zona correspondiente a una playa de unas veinticinco millas que se extiende hasta cuatro millas mar afuera, se obtuvieron muestras que contenían varios millares de huevos de esta especie (Figura 17b). La muestra más abundante que logramos contenía unos 310,000 huevecillos.

La abundancia estacional del huevo de la anchoveta y la de los huevos de las demás anchoas muestreadas ha sido representada en la Figura 39. Desde mediados de octubre de 1956 hasta mediados de enero de 1957 aproximadamente, el 80 por ciento del total de huevos de anchoa muestreados correspondió al tipo de la anchoveta. Huevos de otras especies de anchoas fueron obtenidos en otras ocasiones, en cantidades considerables, por ejemplo durante los viajes detallados en las Figuras 8, 12, 13 y 16. Los cálculos de la abundancia relativa de los otros tipos de huevos, basados en aquellas muestras que permitían la obtención de distribuciones de frecuencias suficientemente completas como para poder clasificar los distintos tipos, demuestran encontrarse en el siguiente orden descendente de abundancia: F, G, A, B, C, H, D, I, E.

4. Identidad del huevo tipo B

En vista de que era difícil diferenciar el huevo tipo B del de la anchoveta mediante la comparación de las dimensiones y los estados de desarrollo embrionario, se recurrió al examen de las diferencias embrionarias. Al principio se creyó que el desarrollo de la cola del embrión del huevo tipo B era diferente al de la anchoveta; en efecto, en el tipo B la cola parece abarcar el margen posterior del vitelo, pero hubo tal variación en esta particularidad que no pudo ser usada como carácter diagnóstico.

El huevo tipo B puede ser expulsado por anchovetas diferentes a las que producen el otro huevo más abundante. Al respecto se puede mencionar que es común entre los peces marinos el que los ejemplares mayores tiendan a madurar primero; esta tendencia ha sido observada también en la anchoveta (Howard y Landa, 1958). Los ejemplares mayores, de unos 140 mm., que pertenecen al grupo de dos años, son los primeros en reproducir y pudiera ser que expulsen huevos de dimensiones ligeramente menores que la mayoría de la población que aún se encuentra en su primer año de vida. Algunos huevos del tipo B aparecieron por primera vez en pequeñas cantidades a finales de agosto de 1957, cuando la población de anchovetas en general no se encontraba aún madura. Sin embargo, durante este año el clímax de reproducción de la especie se adelantó en unas tres semanas en comparación con el clímax producido en 1956. Es posible que los huevos considerados por nosotros en esa fecha como tipo B fueran realmente de anchoveta. Puesto que Howard y Landa (1958) concluyeron que la anchoveta probablemente expulsa sólo una masa de huevos, no es probable que esos dos tipos de huevos muestreados sean el resultado de expulsiones sucesivas de huevos de la misma especie.

Considerando el número de anchoas que habitan en el Golfo, podemos pensar que el huevo tipo B pertenece a otra especie distinta a la anchoveta.

Algunos huevos de anchoas designados por nosotros como tipo B fueron muestreados en la región del Río Antón durante diciembre de 1955. Debido a que subsecuentemente no ha sido posible obtener anchovetas en esa región, ni evidencia de que esa especie se reproduzca por esos alrededores, se podría pensar nuevamente que el tipo B es expulsado por otra especie distinta a la que nos ocupa en este estudio. El origen de este tipo de huevo probablemente continuará siendo un misterio hasta que se logre la fertilización artificial de los huevos expulsados por las dos clases de edades existentes en las poblaciones de esta especie.

5. Identificación

El huevo de la anchoveta fué identificado mediante los siguientes caracteres:

(i) Su tamaño, que lo distingue rápidamente del huevo de otras anchoas a excepción del tipo B, aunque este último es ligeramente más chico.

(ii) El período diario de desove que es diferente del de otro tipo de huevos muestreados, con excepción del tipo B.

(iii) La predominancia del huevo desde octubre a enero cuando la población de anchoveta se encuentra sexualmente madura; el huevo de anchoveta no fué encontrado en otros meses.

(iv) La abundancia de anchovetas juveniles unas seis semanas después del clímax del desove.

No nos fué posible verificar nuestra identificación mediante la fertilización artificial. Sin embargo, ahora que ya conocemos la localización de las áreas de desove y el período diario del mismo, será posible obtener ejemplares en pleno proceso de reproducción con el objeto de aclarar este último punto. Se recomienda el uso de redes de arrastre (otter trawl) para capturar estos peces*.

HISTORIA DE LAS PRIMERAS ETAPAS DE VIDA

1. Período diario de desove

Varios autores han registrado que las anchoas de las latitudes tropicales desovan durante el atardecer y en las primeras horas de la mañana. Por ejemplo, las especies indonésicas de *Engraulis* y *Stolephorus* desovan en

* Después de terminado este manuscrito, el personal de la Comisión estacionado en el Laboratorio de Panamá obtuvo con este método ejemplares de anchovetas en pleno proceso de reproducción, lográndose la fertilización artificial; el examen de los huevos sirvió para verificar la identificación del huevo planctónico de la anchoveta efectuada con los criterios mencionados anteriormente.

ese período (Delsman, 1929 y 1930). La anchoa de Hawai, *Stolephorus purpureus*, desova entre las 22:00 y las 24:00 horas (Yamashita, 1951). Este período es también común entre las anchoas lejanas a los trópicos, y así Bolin (1936) anota que la anchoa del norte, *Engraulis mordax*, desova alrededor de las 22:00 horas. En Beaufort, Carolina del Norte, *Anchoviella mitchilli* desova de las 18:00 a las 20:00 horas (Kuntz, 1915) y *Anchoviella epsetus*, de la misma localidad, de las 18:00 a las 21:00 horas (Hildebrand y Cable, 1930). El período diario de desove de las diez especies de anchoas del Golfo de Panamá tiene una duración de unas tres horas. En todos los casos se produce de las 17:00 a las 04:30 horas (Tabla 4).

En las expediciones efectuadas en noviembre y diciembre de 1956 (Figuras 8, 12, 13 16 y Tabla 5), por las noches se encontraron huevos de anchoveta en la fase de pre-célula y de una célula, principalmente de la 01:30 a las 04:30 horas, con una mayor abundancia alrededor de las 03:00 horas. Estas horas marcan aproximadamente el límite del período diario de desove de la especie. Por lo menos ocho especies de anchoas desovan más temprano que la anchoveta; sólo el huevo tipo B es expulsado a las mismas horas que el de la anchoveta. A pesar de que no se pudo apreciar durante las primeras fases del desarrollo, las fases finales corresponden muy cercanamente con las de la anchoveta.

No hubo variación diaria en el estado de desarrollo de los huevos a una hora determinada en el período en que se muestrearon las fases de pre-célula ni en la fase en la que principia la segmentación (Tablas 4 y 5). Esto indica que el ritmo diario de reproducción es independiente del ciclo de mareas y que aparentemente no está determinado por estímulos de temperaturas, ya que la variación en la temperatura del agua durante el período diario de desove es generalmente de la misma amplitud que la variación que se obtiene durante las horas del día.

2. Desarrollo embriológico

En todas las anchoas el desarrollo embrionario es muy parecido. La principal diferencia estriba en la duración del período de incubación. Todos los huevos obtenidos en el Golfo hicieron eclosión en unas veinte horas después de fertilizados. Las últimas fases de desarrollo intraovular, o sea las que se manifiestan porque la cola del embrión tiene proyecciones anteriores bien desarrolladas, fueron registradas después de las 15:00 horas, mientras que las larvas de tres especies recién nacidas y con el saco vitelino aún adherido fueron registradas a las 18:30 horas. Huevos de los tipos A, D, F y G hicieron eclosión en el laboratorio de las 16:00 a las 19:00 horas.

El desarrollo embrionario de la anchoveta fué estudiado en el mate-

rial preservado y mediante la observación del desarrollo de huevos planctónicos vivos mantenidos en el laboratorio.

(a) Desarrollo de los huevos planctónicos de la anchoveta

Durante la temporada de desove 1956-57, los huevos de la anchoveta se desarrollaron entre 24.8°C y 29.5°C, con una temperatura media de 27.2°C. Estas temperaturas fueron obtenidas con un termógrafo cuya parte sensible estaba instalada en el casco del barco de investigaciones de la Comisión, a unos seis pies por debajo del agua. El clímax del desove se produjo en la segunda semana de diciembre; durante un viaje efectuado por nosotros del 13 al 14 de diciembre de 1956, las temperaturas oscilaron entre 25.1°C y 28.0°C, con un promedio de 26.2°C.

En la Figura 35 se han dibujado las distintas fases del desarrollo embrionario a intervalos de una hora. Para escoger el ejemplar que se iba a utilizar como modelo para el dibujo, se agruparon los huevos obtenidos a las mismas horas del día durante varias semanas de desove, eligiéndose aquel que demostraba ser más representativo. La variación en los diversos huevos dentro de un mismo grupo no fué mayor que la que era de esperar por tratarse de huevos obtenidos en condiciones un poco diferentes en cada caso. Puede haber una variación debido a las diferencias en la velocidad del desarrollo de huevos capturados a la misma hora pero en distintos días. La temperatura, por ejemplo, es un factor importante que puede influir en esta velocidad. Ahlstrom (1943) ha demostrado con huevos de *Sardinops caerulea* que un descenso de 0.5°C en la temperatura produce un aumento de 7.15 por ciento en el tiempo requerido para alcanzar cualquier fase del desarrollo.

Debido a que este trabajo no es primordialmente embriológico sino más bien de identificación, la descripción de las diversas fases embrionarias se ha hecho usando como caracteres diagnósticos aquellas estructuras que pueden ser observadas en el microscopio binocular (27x). Sin embargo, los detalles de cada fase han sido dibujados mediante el empleo de un microscopio compuesto (180x).

El huevo se desarrolla con rapidez y la eclosión se produce aproximadamente veinte horas después de la fertilización. La fase primaria, caracterizada por el cierre del blastoporo, se completa aproximadamente a las 11:30 horas y la fase media a las 16:00 horas. Desde alrededor de las 21:00 horas el número de huevos de anchovetas en las muestras disminuyó notablemente, lo que se atribuyó a que la eclosión se producía debajo de la superficie del agua; de otra manera en los numerosos muestreos efectuados habríamos obtenido huevos en la fase de eclosión y larvas recién nacidas. En la Figura 20b se presenta la última hora del día (22:30) en la

que se muestrearon huevos de anchoveta. La longitud total media de los embriones contenidos en los huevos capturados alrededor de esa hora, fué la misma que la longitud de la larva recién nacida con el saco vitelino aún adherido (1.99 mm.), obtenida en el laboratorio entre las 21:15 y las 23:45 horas a temperaturas similares a las de la naturaleza. Se puede concluir que los huevos de la anchoveta en el plancton sufren la eclosión entre las 21:00 y las 00:00 horas.

Las primeras horas del día en las que se obtuvieron huevos de anchoveta fueron las 01:58 horas (Tabla 5). Indudablemente estos huevos fueron capturados inmediatamente después de la expulsión, puesto que aún no se había comenzado en ellos la fase de diferenciación polar o sea la formación de un blastodisco. En esta fase, denominada por nosotros pre-célula, el vitelo está envuelto por una delgada capa de citoplasma. Posteriormente éste emigra al polo animal, acumulándose y dando lugar a la fase llamada de una célula; esta fase es definitiva y en los huevos preservados por nosotros la célula aparecía de colores café claro y obscuro, contrastando fuertemente con la parte vitelina del huevo que poseía colores amarillentos. Los huevos vivos son translúcidos en todas sus fases.

Se desconoce si la afluencia del citoplasma hacia el polo animal precede o es consecuencia de la fertilización. Sin embargo, en las muestras obtenidas algún tiempo después del desove, compuestas predominantemente por huevos en la fase de blástula avanzada, aún existían algunos en la fase de pre-célula. La falta de desarrollo del huevo puede ser debida a la falta de fertilización. Esta pregunta sólo podrá ser resuelta cuando dispongamos de suficientes observaciones sobre fertilización artificial. En varias especies de peces se han registrado modalidades en la diferenciación polar del huevo; por ejemplo en *Gasterosteus aculeatus* la diferenciación polar es una consecuencia del desove y de la fertilización (Thomopoulos, 1953a), mientras que en *Perca fluviatilis* la diferenciación polar empieza antes del desove y se completa durante el mismo independientemente de la fertilización (Thomopoulos, 1953b).

El desarrollo embrionario de la anchoveta se puede sintetizar de la siguiente manera:

De las 02:00 hasta aproximadamente las 04:00 horas, predominan en el plancton las fases de pre-célula hasta de dieciséis células. La segmentación es meroblástica.

Las fases de treinta y dos y sesenta y cuatro células son típicas después de las 04:00 horas, con una amplitud desde la pre-célula hasta la fase de sesenta y cuatro células.

Alrededor de las 05:00 horas se ha desarrollado una blástula con dimensiones que se aproximan a las del disco blastomérico y que corresponde a la fase de doscientos cincuenta y seis células; subsecuentemente se encuentran pocos huevos en las fases de pre-célula y de una célula.

Hasta las 06:00 horas la blástula se compone de una masa de pequeñas células con el labio blastopórico no definido. El área central de la blástula es translúcida debido a la formación de la cavidad de segmentación y contrasta con la periferia que es opaca. La gastrulación se produce por epibolia.

A las 07:00 horas la fase incluye desde que el labio del blastoporo empieza apenas a definirse hasta que éste ha avanzado un cuarto sobre la masa vitelina. Esta fase se la puede considerar típica cuando se encuentran huevos en los que el tejido embrionario ha englobado un cuarto de la masa vitelina. Desde esta hora hasta el cierre del blastoporo, las fases tomadas hora por hora difieren principalmente por la proporción del vitelo que ha sido cubierto por el anillo germinal que avanza lentamente y por el grado de desarrollo del embrión. Estas fases son:

08:00 horas: una amplitud de un quinto a cinco octavos con un promedio de un tercio.

09:00 horas: una amplitud de un quinto a dos tercios, con un promedio de un medio.

10:00 horas: una amplitud de un medio a cinco octavos, con un promedio de tres quintos.

11:00 horas: una amplitud de dos tercios hasta el cierre del blastoporo, con un promedio de cuatro quintos. Algunos de los huevos han completado el cierre del blastoporo y tienen ya de tres a cinco miotomos que se empiezan a diferenciar en el centro del embrión. En algunos huevos los miotomos comienzan a desarrollarse antes del cierre del blastoporo.

Las muestras tomadas a las 12:00 horas generalmente contienen unos cuantos huevos con el blastoporo a punto de cerrarse, pero en la mayoría este fenómeno ya ha ocurrido, lo que caracteriza a la fase llamada intermedia. La cola se empieza a hacer prominente y la copa ótica comienza a desarrollarse.

A las 13:00 horas existen todavía unos cuantos huevos a punto de sufrir el cierre del blastoporo. En la mayoría de los huevos sin embargo, la cola se extiende hasta el margen posterior del vitelo y ha empezado a crecer ventralmente. La segmentación es definida en el centro del embrión, en donde se pueden contar de 12 a 17 miotomos. En los extremos anterior y posterior la segmentación aún no está bien definida.

La fase intermedia en la cual la cola aún no se ha separado del vitelo, se hace presente a las 14:00 horas. La segmentación es más definida y se desarrollan de 16 a 21 miotomos. Los ojos son fácilmente visibles.

A las 15:00 horas predomina la etapa final de la fase intermedia caracterizada porque la extremidad caudal se ha separado del vitelo. Existen ya de 22 a 25 miotomos.

A las 16:00 horas la mayoría de los huevos aún están en la etapa final de la fase intermedia, aunque en algunos la cola empieza ya a curvarse lateralmente, lo que indica que están entrando a la fase final. Existen ahora de 26 a 29 miotomos que tienen la forma de punta de flecha, en contraste con la forma de barra que tenían anteriormente.

Los principales cambios que se observan durante la última fase del desarrollo son: (i) el radio de la "longitud de la proyección anterior de la cola a la longitud del embrión al final de la fase intermedia", y (ii) una mayor diferenciación del embrión.

A las 17:00 horas hay una amplitud en el crecimiento de la cola que va desde una curva lateral incipiente hasta una proyección anterior de alrededor de un cuarto de la longitud del embrión al final de la fase intermedia. Existen ya de 30 a 34 miotomos. En algunos de los embriones la vesícula auditiva es ya visible y empieza el desarrollo de los pliegues longitudinales ventral y dorsal.

A las 18:00 horas el radio de la "longitud de la proyección anterior de la cola a la longitud del embrión al final de la fase intermedia" es de un tercio. Existen ahora de 34 a 38 miotomos. En los miotomos del centro del embrión se empiezan a desarrollar las estriaciones de las fibras musculares típicas de las larvas de los peces clupeoides (éstas solamente pueden ser vistas bajo una amplificación de 180x).

De las 19:00 a las 21:00 horas el radio de la "proyección de la longitud anterior a la cola" aumenta hasta ser de dos quintos a un medio de la longitud del embrión al final de la fase intermedia. El número de miotomos característicos del adulto (39 a 42) ya se encuentra a las 19:00 horas. A las 20:00 horas las cápsulas auditivas ya están claramente definidas.

(b) Desarrollo del huevo de la anchoveta en el laboratorio

Con el objeto de observar el desarrollo embrionario y el larval, entre las 06:58 y las 7:13 horas del día 21 de diciembre de 1956, a unas dos millas frente a la desembocadura del Río Tapia, obtuvimos una muestra compuesta principalmente de huevos de anchoveta. Dicha muestra se mantuvo a bordo del barco en recipientes de plástico y, una vez en el laboratorio, se colocaron en vasos de petri a razón de 50 huevecillos en

cada recipiente: los pocos huevos de otras especies de anchoas fueron separados. Una submuestra de huevos fué medida; sus dimensiones confirmaron que eran huevos de anchoveta (Figura 2c). Estos huevos y las larvas que se lograron de ellos, se desarrollaron en agua de mar que fué cambiada cada dos horas. La temperatura media fué de 27.3° C, con una variación de 25.1° C a 30.1° C; estas temperaturas son similares a las que los huevos hubiesen encontrado en la naturaleza. La mortalidad fué baja durante el desarrollo embrionario.

(i) Desarrollo embrionario

Al tiempo de la captura los huevos habían alcanzado la fase de blástula bien desarrollada, con la capa embrionaria en pleno desarrollo y el labio del blastoporo avanzando sobre el vitelo (Figura 35a). El desarrollo embrionario fué observado durante todo el día. La mayoría de los huevos terminaron la fase primaria a las 12:00 horas; la fase media duró hasta las 16:15 horas y fué en ella cuando se observó que el corazón empezaba a latir. La eclosión comenzó a las 21:15 horas y continuó hasta las 23:45 horas; la mayoría de los huevos hicieron eclosión entre las 2:00 y las 23:00 horas.

En la fase primaria los huevos vivos flotan verticalmente, en o cerca de la superficie del agua, con la blástula mirando hacia abajo. Conforme avanza el desarrollo flotan horizontalmente con el embrión por debajo.

En el laboratorio se observó que, justo antes de la eclosión, los huevos caían hasta el fondo de los recipientes. Observaciones similares han sido registradas en los huevos de *Anchoa mitchilli* (Kuntz, 1915) y de *Engraulis mordax* (Bolin, 1936). Esta es probablemente la razón por la cual muy raras veces, por medio de arrastres superficiales, se obtuvieron huevos a punto de hacer eclosión y huevos con el saco vitelino aún adherido. (página 571).

Antes de la eclosión el embrión empuja con la cola y hace presión en los dos extremos de la cápsula del huevo. Después de romper la cápsula a la altura del extremo anterior, la larva permanece sin movimiento envuelta por los pedazos de aquélla. A continuación, la larva se libera de la cápsula y nuevamente yace inactiva; después se endereza y puede ya efectuar la locomoción. En esta etapa trata ya de evitar que la capturen con una pipeta.

El mecanismo de la eclosión es probablemente el siguiente: durante la última fase la longitud del eje del embrión aumenta de tal manera que no puede ser acomodado en la cápsula sin sufrir una curvatura. Esta curvatura, de forma sigmoidea, se produce por primera vez hacia las 20:00 horas y se va haciendo más pronunciada conforme se acerca la eclosión (Figura

35c). Debido a la estrechez del alojamiento del embrión, éste ejerce una tensión sobre la cápsula haciendo que la misma se alargue y que se produzca un plano de rotura aproximadamente a un sexto de la longitud total de la cápsula a partir del extremo cefálico.

(ii) Desarrollo larval

El desarrollo larval de la anchoveta se estudió a base de huevos que hicieron eclosión en el laboratorio. Los dibujos se hicieron usando amplificaciones de 180x (Figura 36) y a base de larvas típicas representantes de las diferentes fases de desarrollo.

En la eclosión, la larva translúcida tiene la cabeza proyectada sobre el saco vitelino; no tiene boca y los ojos están aún sin pigmentación. La larva subsiste a base de las reservas del vitelo que deben durarle hasta que se desarrollen las estructuras necesarias para descubrir, capturar y utilizar las fuentes de alimentación externas. La fisura coriónica, el notocordio y el cordón nervioso son fácilmente visibles. El pliegue dorsal, del que se desarrollan las aletas, empieza a formarse en posición posterior al ojo y extendiéndose hasta la región de la copa ótica. Este pliegue es continuo con el pliegue ventral. Las células que formarán las yemas de las aletas pectorales empiezan a diferenciarse.

Las larvas de anchoveta con el saco vitelino aún adherido se distinguen de las larvas de otras especies en una fase equivalente, por las diferencias en la longitud total. Con esta característica se logró separar en una muestra de plancton varios tipos de larvas morfológicamente similares y con el saco vitelino aún adherido. En dicha muestra, la longitud total de las larvas dió una distribución trimodal de frecuencias con longitudes medias para los tres componentes de 1.60, 1.87 y 2.30 mm., respectivamente. Puesto que la longitud total promedio de las larvas de la anchoveta, en esa fase, es de 1.99 mm., se llegó a la conclusión de que la muestra estaba compuesta por huevos de tres especies diferentes a la anchoveta.

Doce horas después de la eclosión la curvatura craneal ha desaparecido casi por completo y ya aproximadamente la mitad del saco vitelino se ha absorbido. Aún no se ha desarrollado ninguna pigmentación. La apariencia estríada de las fibras musculares en los miotomos se hace más destacada; este fenómeno está probablemente relacionado con la mayor movilidad que ahora tiene la larva. Los pliegues de las aletas son más anchos; el pliegue dorsal tiene una curva más pronunciada que el ventral. La actinotriquia empieza a formarse únicamente en la región de la aleta caudal. A pesar de que las mandíbulas rudimentarias están en desarrollo, puede decirse que la larva aún carece de boca.

A las dieciocho horas se ha absorbido ya las dos terceras partes del saco vitelino y las mandíbulas se han hecho más precisas. Las yemas de las aletas pectorales están ahora bien desarrolladas; lo mismo sucede con la copa ótica.

A las veinticuatro horas de transcurrida la eclosión, el saco vitelino ha sido absorbido en sus cuatro quintas partes; ha habido ya un mayor desarrollo de la región de las mandíbulas, aunque aún no existe una boca funcional. Se empieza a depositar un pigmento de color café en el margen postero-dorsal de la retina. En unos cuantos ejemplares se desarrollaron también manchas de pigmentos color café a lo largo de los márgenes ventro-laterales del intestino.

A las treinta y seis horas se ha desarrollado un pigmento negro en los ojos y existe ya una hilera de manchas negras a lo largo de los márgenes ventro-laterales del intestino y de los miotomos caudales. Unicamente persiste aproximadamente un décimo del saco vitelino original. Las aletas pectorales se han desarrollado y consisten en una base carnosa con una membrana ancha que aún no contiene radios.

La total absorción del saco vitelino se termina entre las treinta y seis y las cuarenta y dos horas de transcurrida la eclosión; a las cuarenta y ocho horas la larva posee ya una boca funcional. En este momento se produce un aumento en la anchura del intestino, que probablemente está relacionado con el cambio crítico del régimen alimenticio ya que ahora, en vez de vitelo, la larva debe alimentarse a base de los recursos alimenticios exteriores.

En la fase de cuarenta y ocho horas, la pigmentación del ojo y la pigmentación de los márgenes ventro-laterales del intestino y de los miotomos caudales están mejor desarrolladas.

Después de las cuarenta y ocho horas aún quedaban unas cuantas larvas vivas. Preferimos no referirnos a los cambios morfológicos y anatómicos que se efectuaron en ellas, puesto que el medio ambiente en el que dichos cambios se produjeron fué anormal ya que faltaba en él una buena fuente de alimento natural. Se continuó el experimento hasta las noventa y seis horas de transcurrida la eclosión, quedando viva aún una larva que parecía estar en excelentes condiciones y que fué preservada.

La osificación en las larvas fué estudiada mediante la modificación de Clothier (1950) al método de Hollister (1934) para teñir con alizarina. Hasta las cuarenta y ocho horas ninguna de las estructuras del esqueleto sufrió osificación; en esta fase, el cleitrum fué el primero que tomó una ligera coloración y las larvas tenían entonces una longitud total media de 2.79 mm. La larva que sobrevivió hasta las noventa y seis horas tenía una

longitud total de 2.94 mm. y el cleitrum era aún la única estructura que mostraba signos de osificación.

En la Figura 37 se indica la velocidad de crecimiento de las larvas mantenidas artificialmente en el laboratorio. Se puede ver que el crecimiento es relativamente rápido durante las primeras doce horas, es decir cuando existe una buena provisión de vitelo. A partir de ese momento el crecimiento sufre una disminución brusca y al llegar a las veinticuatro horas (que es cuando el vitelo ha sido ya casi utilizado por completo) prácticamente se detiene. Desde la fase de las veinticuatro horas en adelante, la longitud media de la larva no aumenta a pesar de que siguen efectuándose cambios morfológicos importantes.

Miller (1952) con larvas de *Sardinops caerulea* y otros autores con otras especies, han registrado que la longitud total disminuye después de que el saco vitelino ha sido reabsorbido, lo que probablemente sea debido a que se utilizan entonces las reservas existentes en los tejidos. Esto, sin embargo, no se observó en las larvas de la anchoveta.

A intervalos, después de transcurridas treinta y seis horas de la eclosión, hicimos varios intentos de alimentar las larvas con sangre de otros peces, sangre humana y, finalmente, con clara molida de huevo duro. Algunas larvas exhibieron cierto comportamiento alimentario en presencia de la sangre, puesto que se avalanzaban contra los grupos de corpúsculos sanguíneos. Con mejores técnicas probablemente se podría mantener la larva de la anchoveta más allá de la fase de noventa y seis horas.

En la Tabla 6 se presentan las medias y las amplitudes de la longitud total y de varias dimensiones del cuerpo de las larvas a determinadas fases del desarrollo. Estas estadísticas no son consideradas por nosotros como caracteres diagnósticos de la larva de la anchoveta, puesto que igualmente pueden ser atribuibles a las larvas de otras especies de anchoas.

3. La anchoveta larval y juvenil

(a) Métodos de muestreo

Larvas de anchoas con el saco vitelino aún adherido fueron obtenidas en solamente dos muestreos entre más de mil efectuados por medio de redes de arrastre en aguas superficiales y en áreas en las que generalmente abundaban los huevos de esta especie.

Estas larvas en excelentes condiciones fueron capturadas en las cercanías del Río Pacora, a unas dos millas mar afuera, el 12 de diciembre de 1956, entre las 18:30 y las 19:00 horas. Por lo anterior creemos que la es-

casez de larvas con el saco vitelino adherido no puede ser atribuída a defectos en los artes o métodos de muestreo empleados por nosotros, sino más bien a que la eclosión se produce en esta especie en aguas muy por debajo de la superficie. La larva vitelina tiene hábitos bentónicos lo cual aumenta la dificultad en el muestreo. Hemos planeado efectuar en el futuro muestreos con redes planctónicas en arrastres oblicuos y con redes de arrastre sumergidas en aguas profundas, con el objeto de obtener larvas con el saco vitelino adherido.

Fué difícil capturar anchoas de menos de 35 mm. de longitud; por encima de esta talla son fácilmente obtenibles mediante el uso de atarrayas. Algunas larvas de anchoas de 3 a 15 mm. de longitud (Figuras 4 a 33), se obtuvieron en arrastres con redes planctónicas en las aguas superficiales. Ocasionalmente logramos hasta doscientos individuos.

Entre las desembocaduras de los Ríos Pacora y Chico, observamos frecuentemente abundantes cardúmenes de anchovetas larvales y juveniles. El 5 de diciembre de 1956 hicimos varios intentos para capturar ejemplares de estos cardúmenes mediante el uso de redes planctónicas de varios diámetros de malla (0.5, 1, 5, 7 y 10 mm.) arrastradas en la superficie y oblicuamente, pero sólo logramos obtener unas cuantas anchoas de 10 a 25 mm. de longitud. Usamos también, sin éxito, dos tipos especiales de redes planctónicas de alta velocidad. Observamos que los cardúmenes subían a la superficie del agua al alejarse el bote y que se sumergían tan pronto como nos acercábamos a ellos. Pasando sobre los cardúmenes a toda velocidad (8 nudos) y arrastrando una red de malla ancha, no obtuvimos mejores resultados. La ecosonda nos indicaba nuevamente que los cardúmenes se sumergían conforme el barco se acercaba a ellos y que estos se localizaban a una braza del fondo. Por la noche podíamos observar esos cardúmenes por su fuerte luminiscencia. Intentamos arrastrar la red dejando mucho más cable entre el barco y la misma haciendo el lance en ángulo de modo que aunque el barco estuviese lejos del cardumen la red pasase por encima del mismo. Logramos obtener así hasta veinte ejemplares en algunos lances, lo cual no era aún satisfactorio.

El 27 de diciembre de 1956 obtuvimos una pequeña muestra de anchovetas larvales y juveniles, aproximadamente a una milla y media de la desembocadura del Río Chico. Aunque la malla de la red de arrastre era adecuada para la captura de ejemplares adultos, dejaba escapar las larvas y los ejemplares juveniles. Para remediar esto cosimos en el interior de la red una funda de nylon cuyo diámetro de malla era de 10 mm. Un segundo arrastre en el mismo lugar nos proporcionó aproximadamente diez mil anchoas de 5 a 30 mm. de longitud. Continuando los muestreos a tres millas mar afuera entre las bocas de los Ríos Chico y Juan Díaz, en

cada lance de treinta minutos obtuvimos de diez a quince mil anchoas larvales y juveniles. La velocidad del arrastre fué de cinco nudos y los ejemplares se obtuvieron aún en aquellos casos en que no había señales de que existiesen cardúmenes en la superficie en el trayecto del barco. Esto indica nuevamente que estas especies pasan las primeras fases de la vida larval en aguas profundas. Subsecuentemente y con la red de arrastre continuamos obteniendo grandes capturas, tanto en el día como en la noche, cerca de o en el fondo del mar. La mayoría de los individuos capturados eran predominantemente anchovetas de 20 a 30 mm. de longitud.

(b) Distribución

La escasez en las muestras de larvas con el saco vitelino aún adherido se debe, probablemente, como ya dijimos, a que la eclosión ocurre muy por debajo de la superficie del agua y a que las larvas son bentónicas. Sette (1943) observó que en las últimas fases los huevos de la caballa del Atlántico, *Scomber scombrus*, tienden a hundirse en el agua y atribuye ésto a los cambios en la densidad del agua y no a los cambios en la densidad del huevo. En el caso de la anchoveta, preferimos atribuir dicha escasez a los cambios en la densidad del huevo; las dos ocasiones en que se obtuvieron larvas con el saco vitelino adherido, pueden haber sido debido a que existieron condiciones hidrográficas anormales que impedían el hundimiento de dichos huevos antes de la eclosión, o bien a que existieron surgencias que empujaron a la superficie algunas larvas recién nacidas.

En la anchoa de Hawai, *Stolephorus purpureaus*, Yamashita (1951) observó también escasez de los primeros estados larvales en las aguas superficiales; Einarrson (1956) nos habla de fenómenos similares en el arenque, *Clupea harengus*, de las aguas de Islandia, atribuyendo la escasez de larvas a que las mismas son bentónicas y explicando también la dificultad que supone muestrear en ese ambiente.

A diferencia de los adultos, las anchovetas juveniles son encontradas mar afuera y muchos ejemplares de esta especie, de 50 a 80 mm. de longitud, son capturados por los barcos atuneros a varias millas de la costa y en aguas más claras. Durante enero de 1957, numerosos cardúmenes de anchoas juveniles fueron observados mar afuera en la región de la entrada del Canal hasta Punta Mangle. Se observaron muchos cardúmenes especialmente en una zona que se extiende de dos a seis millas mar afuera y entre la boca del Río Pacora y la Isla Chepillo. Estos cardúmenes estaban siendo atacados por peces de mayor talla y por miles de gaviotas (*Larus atricilla*). Al alcanzar una longitud de unos 80 mm. (de 4 a 5 meses de edad), la anchoveta emigra hacia la costa y adopta los hábitos característicos del adulto.

A través de todo el Golfo el ambiente en que vive el adulto se caracteriza por fondos fangosos que indudablemente son de gran importancia para su ecología y probablemente un factor limitativo en la distribución del adulto. A base de estudios morfométricos y numéricos, Berdegué (1958) demostró que las poblaciones de anchovetas de la costa de Colombia y de la Bahía de Montijo, Panamá, eran independientes de las poblaciones que habitan en el Golfo de Panamá. Observando el mapa de los sedimentos que existen en los fondos de estas localidades se ve que tanto la costa de Colombia como la Bahía de Montijo están separadas del Golfo de Panamá por regiones que aparentemente no son ecológicamente aptas para la anchoveta adulta.

4. Epoca del desove

La temporada de desove 1956-57 fué estudiada mediante la observación de la época aproximada de la aparición y posterior desaparición de los huevos de anchoveta en el plancton.

Los viajes sistemáticos en el área de muestreo no empezaron suficientemente temprano como para poder determinar la fecha exacta en que comenzó el desove. La fecha aproximada puede ser inferida a base de un viaje efectuado en la región Isla Chepillo-Punta Mangle el 17 de octubre de 1956 (Figura 4). Unas cuantas muestras obtenidas en la región Panamá Viejo-Isla Chepillo el 12 de octubre de 1956 no contenía aún huevos de anchoveta. Los primeros viajes sistemáticos fueron comenzados en la segunda semana de noviembre, durante la cual el desove era ya relativamente intensivo (Figura 38). Los huevos de anchovetas se capturaron en forma continua y abundante a lo largo de unas 25 millas (Figura 6). Los viajes en el área de muestreo fueron frecuentes durante toda la temporada. Constantemente se encontraron huevos de anchoveta, lo que indica que la reproducción es diaria. Hasta aproximadamente la segunda semana de enero (Figura 23) se obtuvieron muestras con huevos de esta especie; un viaje efectuado el 24 de enero de 1957 demostró que el desove había terminado (Figura 24).

Se hicieron estimaciones de la intensidad relativa del desove al computar el número promedio de huevos de anchoveta por milla náutica lineal durante toda la temporada en la región de Panamá Viejo a la Isla Chepillo y en viajes periódicos efectuados siempre sobre el mismo curso. Debido a que el número de muestras en las que se basan las medias varía, solamente pudimos hacer una comparación aproximada de los cambios en la intensidad del desove. La intensidad aumenta rápidamente a partir del comienzo de la temporada en el mes de octubre y alcanza un clímax a mediados de diciembre; después la intensidad reproductora declina brusca-

mente hasta principios de enero cuando prácticamente termina el ciclo (Figura 38 y Tabla 7). La mayor parte del desove se produjo entre la primera semana de noviembre y la tercera semana de diciembre.

Excluyendo a la anchoveta, pudimos observar que algunas anchoas desovan durante todo el año en la región de Panamá Viejo a la Isla Chepillo. Esta reproducción fué más intensa de octubre a enero, con un clímax en este último mes.

5. Epoca de desove y condiciones ambientales

El desove de la anchoveta en el Golfo de Panamá es completamente temporal, lo que hace interesante investigar las causas que ocasionan dicho horario.

En la mayoría de los vertebrados, la época de celo está determinada por dos grupos de causas que Baker (1938) ha denominado finales e iniciales.

Las causas finales que influyen en la determinación de la temporada del desove son las que explican por qué ese período particular es el más apropiado. De estas causas probablemente la más importante es la existencia en ese momento de una fuente adecuada de alimento para las crías. En la anchoveta del Golfo de Panamá, este factor se encuentra aparentemente satisfecho puesto que los ejemplares juveniles aparecen en los meses de enero a marzo en los que el plancton es más abundante como consecuencia del afloramiento estacional. La magnitud del afloramiento puede ser el índice que indique el tamaño del grupo de edad entrante en la pesca.

Las causas iniciales que determinan la época en que se produce el desove son: (i) el ritmo reproductor interno, y (ii) las condiciones ambientales a las que se ajuste el ciclo; de éstas, la temperatura, salinidad e intensidad luminosa son probablemente las más importantes.

La temperatura media diaria del agua superficial en Balboa durante 1957 fué 0.4°C más alta que en 1956. El examen de las muestras de plancton indicó que en 1957 el clímax de la temporada reproductora de la anchoveta se produjo unas tres semanas antes que el año anterior. El aumento de la temperatura del agua pudo haber causado este anticipo en el clímax del desove.

En muchas especies de peces se ha demostrado que existe una temperatura crítica superior y una inferior entre las que se efectúa el desove. Es probable que debido a la relativa uniformidad de la temperatura durante casi todo el año en Panamá, temperatura que es elevada y que se

extiende dentro de la temporada de desove, no se produzca en la anchoveta un límite térmico superior que influya en la reproducción. La caída relativamente brusca que se produce anualmente en la temperatura del agua a principios de enero, correlacionada con la intensidad de los vientos que soplan del norte y que empujan el agua hasta mar afuera (Schaefer, Bishop y Howard, 1958), probablemente la hagan alcanzar un nivel crítico inferior. El principio de esta disminución en la temperatura se produce al final del desove de la anchoveta.

En la Figura 40 se ha presentado la temperatura media diaria de la superficie del agua, promediada en períodos de 15 días, desde julio de 1955 hasta junio de 1958, registrada en Balboa por la Compañía del Canal de Panamá, así como la salinidad superficial tomada cada dos semanas en una estación hidrográfica fija (a unas 10 millas al sureste de la Isla de Taboga).

No tenemos datos acerca de los umbrales de salinidad que pueden inhibir el desove de la anchoveta. Sin embargo, esta especie desova durante el período de mayor abundancia de lluvia; es decir, cuando se produce la menor salinidad del año (Figura 40), aunque probablemente la salinidad no alcanza un valor limitativo. Outram (1950), bajo condiciones experimentales, observó que *Clupea pallasii* puede ser estimulada a desovar mediante el uso de agua de baja salinidad. Ford (1928) fertilizó artificialmente huevos de *Clupea harengus* y demostró que pueden completar el desarrollo embrionario en aguas de salinidades que variaban entre el 4.8‰ y el 37.8‰. Este autor llegó a la conclusión de que el arenque puede desovar con buenas probabilidades de éxito en aguas de una gran amplitud de salinidad. Estas larvas, sin embargo, murieron después de que el saco vitelino había sido absorbido, de modo que no se pudieron hacer observaciones sobre la influencia de la salinidad en las fases posteriores del desarrollo. Según Brandhorst (1955), el arenque de primavera que emigra al Canal de Kiel desova solamente en aguas con salinidades mayores de 5‰ y que el desove se detiene cuando se introduce agua de salinidades más bajas.

En las áreas de reproducción de la anchoveta la salinidad nunca alcanza valores tan bajos y es poco probable que la disminución de salinidad producida durante la temporada de reproducción influya en el desove, en la fertilización y en el desarrollo embrionario de la especie. Sin embargo, puede ser de importancia fisiológica para los estados larvales.

Aunque en algunas especies de peces se ha demostrado que los cambios en la duración del día afectan el tiempo y el período del desove, probablemente esta variable no tiene mayor importancia en la anchoveta del Golfo

de Panamá puesto que en esa latitud la duración del día es relativamente uniforme.

AREAS DE DESOVE

En la región situada entre la entrada al Canal y Punta Mangle (Figuras 6 a 19), los huevos de la anchoveta fueron abundantes desde mediados de noviembre hasta mediados de diciembre de 1956; la distribución espacial fué continua, a excepción del área cercana a la Isla Chepillo. Durante la misma temporada se muestreó también la región situada entre la entrada del Canal a Punta Chame (Figuras 25 y 26). Solamente una vez, el 29 de noviembre de 1956, se encontraron signos de desove de anchoveta cerca de la Isla Melones. Resultados similares se obtuvieron en los viajes de investigación efectuados en noviembre y diciembre de 1955, encontrándose huevos de anchoveta únicamente el 7 de diciembre de 1955 cerca de la Isla Verde.

Durante noviembre y diciembre de 1957 se efectuaron expediciones con el objeto de limitar las áreas de reproducción de la anchoveta (Figuras 27 a la 33), extendiéndonos hacia aguas situadas por afuera del Golfo de Panamá desde Punta Mala hasta Bahía Piñas. Los resultados de estos viajes demostraron que el área de reproducción era esencialmente la que habíamos logrado definir previamente en la temporada anterior; es decir, desde la entrada del Canal hasta Punta Mangle, con una extensión desde Punta Mangle hasta Punta de Brujas, área en la que, sin embargo, el desove era de poca intensidad (Figuras 30a y 30b).

Aunque las Bahías de San Miguel y de Parita mantienen poblaciones considerables de anchoveta desde abril hasta septiembre y aunque se ha logrado muestrear ahí ejemplares maduros y desovados (Howard y Landa, 1958), los diversos viajes efectuados por nosotros en estas dos localidades no proporcionaron señales de desove. Creemos que esas áreas son probablemente repobladas por anchovetas provenientes de otras regiones.

El área efectiva de desove es una zona relativamente estrecha y cerca de la costa. Todos los huevos capturados en las primeras fases de división lo fueron cerca de la costa y a profundidades de menos de tres brazas. Los huevos de anchoveta y de otras especies de anchoas en las fases de pre-célula y de una célula fueron capturados en las posiciones presentadas en las Figuras 34a y 34b. Debido a que estos huevos fueron capturados casi inmediatamente después del desove, se puede asumir que habían sido obtenidos en el sitio exacto en que fueron expulsados y que aún no habían sufrido dispersión por la marea y las corrientes; posteriormente dichos huevos son desparramados sobre un área más extensa en la que se produce

el desarrollo. En dos ocasiones logramos determinar el área de dispersión de los huevos hasta mar afuera; dicha área se extiende unas seis millas en la marea baja (Figura 13, número de serie 17, y Figura 14, números de serie 13 y 14). La mayoría de los huevos de anchoas se lograron en aguas más cercanas a la costa, a profundidades entre una y cinco brazas.

La zona costera desde la entrada del Canal hasta Punta de Brujas (Figura 1) es la principal área de desove de la anchoveta. En ninguna otra localidad del Golfo se encontraron evidencias de un desove intensivo de anchoveta.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Ahlstrom, E. H.
1943 Studies on the Pacific pilchard or sardine (*Sardinops caerulea*). 4. Influence of temperature on the rate of development of pilchard eggs in nature.
U.S. Dept. Int., Fish and Wildlife Serv., Spec. Sci. Rept: No. 23, 26 pp.

Ahlstrom, E. H. and R. C. Counts
1955 Eggs and larvae of the Pacific hake, *Merluccius productus* Ibid., Fish Bull. 99, Vol. 56, p. 296.

1958 The development and distribution of *Vinciguerria lucetia* and related species in the Eastern Pacific.
Ibid., Fish Bull. 139, Vol. 58, p. 403.

Ahlstrom, E. H. and David Kramer
1957 Sardine eggs and other fish larvae Pacific Coast, 1955. Ibid., Spec. Sci. Rept: Fisheries No. 224, p. 73.

Alverson, F. G. and B. M. Shimada
1957 Eastern Pacific fishery for tuna baitfishes with particular reference to the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*).
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 2, pp. 21-61 (English), pp. 62-79 (Spanish).

Baker, J. R.
1938 Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology. Edited by G. R. de Beer, Oxford. pp. 161-175.

Berdegué A. Julio
1958 Biometric comparison of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), from ten localities of the Eastern Tropical Pacific Ocean.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol 3, No. 1, pp. 3-53 (English), pp. 54-75 (Spanish).

Bolin, R. C.
1936 Embryonic and early larval stages of the California anchovy, *Engraulis mordax* Girard.
Calif. Fish and Game, Vol. 22, No. 4, pp. 314-321.

Brandhorst, Wilhelm
1956 Ueber Laichen und Aufwuchs des Fruhjahrsherings im Nord Ostsee-Kanal.
Kieler Meeresforsch., Bd. 12, Heft. 2., pp. 186-199.

Cassie, R. M.
1950 The analysis of polymodal frequency distributions by the probability paper method.
New Zealand Sci. Rev., Vol. 8, pp. 89-91.

1954 Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions.
Austral. Jour. Mar. and Freshwater Res., Vol. 5, No. 3, pp. 513-522.

Clarke, Frances N.
1934 Maturity of the California sardine (*Sardina caerulea*), determined by ova diameter measurements.
Calif. Fish and Game Comm., Fish Bull., No. 42, p. 11.

Clothier, C. R.
1950 A key to some southern California fishes based on vertebral characters.
Ibid., Fish Bull., No. 79, P. 81.

Delsman, H. C.
1929 Fish eggs and larvae from the Java Sea. 12. The genus *Engraulis*.
Treubia, Vol. 11, pp. 275-281.

1931 Fish eggs and larvae from the Java Sea. 17. The genus *Stolephorus*. Ibid., Vol. 13, pp. 217-243.

Delsman, H. C.
1931 Fish eggs and larvae from the Java Sea. 18. The genus *Cybium*.
Ibid., Vol. 13, pp. 403-404.

Einarsson, Hermann
1956 Frequency and distribution of post larval stages of herring (*Clupea harengus*) in Icelandic waters.
Rit Fiskideildar, 2 Bindi, Vol. 2, No. 4, pp. 26-28.

Ford, E.
1929 Herring investigations at Plymouth 7. On the artificial fertilization and hatching of herring eggs under known conditions of salinity with some observations on the specific gravity of the larvae.
Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K., Vol. 16, pp. 43-48.

Harding, J. P.
1949 The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions.
Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K., Vol. 28, pp. 141-153.

Hildebrand, S. F. and Louella C. Cable
1930 Development and life history of fourteen teleostean fishes at Beaufort, N.C.
U.S. Bureau Fish., Bull., No. 46, pp. 388-390.

Hildebrand, S. F.
1943 A review of the American anchovies (Family Engraulidae).
Bull. Bingham Oceanogr. Coll., Vol. 8, Art. 2, pp. 1-65.

Hollister, Gloria
1934 Clearing and dyeing fish for bone study.
Zoologica, Vol. 12, No. 10, pp. 89-101.

Howard, G. V.
1954 A study of the populations of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, based on meristic characters.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 1, pp. 1-24. (Spanish summary).

Howard, G. V. and Antonio Landa
1958 A study of the age, growth, sexual maturity and spawning of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama.
Ibid., Vol. 2, No. 9, pp. 389-437 (English), pp. 438-465 (Spanish).

Hubbs, C. L.
1943 Terminology of early stages of fishes.
Copeia, No. 4, p. 260.

Kuntz, A.
1915 The embryology and Larval development of *Bairdiella chrysura* and *Anchovia mitchilli*.
U.S. Bureau Fish. Bull., Vol. 33, pp. 1-19.

Meek, S. E. and Hildebrand, S. F.
1923 The marine fishes of Panama.
Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., Vol. 15, Pt. 1, pp. 195-214.

Miller, D. G.
1952 Development through the prolarval stage of artificially fertilized eggs of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*).
Calif. Fish and Game, Vol. 38, No. 4, pp. 587-595.

Outram, D. N.
1950 Observations on the retention and spawning of the Pacific herring. Fish. Res. Bd. Canada, Pac. Coast Sta. Progress Rep., No. 87, p. 32.

Orton, Grace L.
1955 Early developmental stages of the California barracuda, *Sphyraena argentea* Girard.
Calif. Fish and Game, Vol. 41, No. 2, p. 170.

Peterson, C. L.
1956 Observations on the taxonomy, biology and ecology of the Engraulid and Clupeid fishes in the Gulf of Nicoya, Costa Rica.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 5, pp. 137-212 (English), pp. 213-280 (Spanish).

Raffaele, F.
1888 Le uova gallegianti e le larve dei Teleostei del Golfo di Napoli.
Mittheilungen aus der Zoologisches Station zu Neapel, 8, Band, 1 Heft.

Rollefsen, Gunnar
1930 Observations on cod eggs.
Rapp. Proc. Verb., Conseil Int. Expl. Mer, Vol. 65, No. 5, p. 31.

Schaefer, M. B., Y. M. M. Bishop and G. V. Howard
1958 Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 3, No. 2, pp. 79-105 (English), pp. 112-129 (Spanish).

Sette, O. E.
1943 Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Pt. 1. Early life history including the growth, drift, and mortality of the egg and larval populations.
U.S. Dept. Int., Fish and Wildlife Serv., Fish Bull., Vol. 50, No. 38, pp. 168-170.

Thomopoulos, A.
1953a Sur l'oeuf de l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*)
Bull. Soc. Zool. France, Vol. 78, pp. 142-149.

1953b Sur l'oeuf de *Perca fluviatilis*.
Ibid., Vol. 78, pp. 106-114.

Yamashita, D.
1951 Embryological and larval development of the anchovy, *Stolephorus purpureus*.
M. S. thesis, University of Hawaii.